

THÈSE

présentée

A L' U. E. R. DES SCIENCES DE LA NATURE DE L'UNIVERSITÉ DE NANTES

en vue de l'obtention du grade de

DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

par

Mostefa AIOUAZ

MAITRE-ASSISTANT A L'UNIVERSITÉ DE CONSTANTINE (ALGÉRIE)

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT
DE DEUX INSECTES HÉTÉROMÉTABOLES
PAMPHAGUS ELEPHAS (L.) (Orthoptère)
et LEUCOPHAEA MADERAE FABRICIUS (Dictyoptère)**

Soutenue le 7 Mai 1975 devant la commission d'examen:

M. SELLIER R.

Président

M^{me} FUZEAU-BRAESCH S.

Examineur

M. GAUTIER Y.

Examineur

M. MATZ G.

Examineur

M. SAUDRAY Y.

Examineur

THÈSE

PRÉSENTÉE À L'UNIVERSITÉ DE BUCAREST

DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES

MOSTEA AIOUĂZ

Digitized by the Internet Archive
in 2026

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DE LA PHILOGÉNIE DE DÉVELOPPEMENT
DE DEUX INSECTES HÉTEROMÉTES
PAMPHAGUS ET PHASMA IL. (HETEROPTERA)
DE LA CLASSE DES INSECTES (HETEROPTERA)

THÈSE

présentée

A L' U. E. R. DES SCIENCES DE LA NATURE DE L'UNIVERSITÉ DE NANTES

en vue de l'obtention du grade de

DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

par

Mostefa AIOUAZ

MAITRE-ASSISTANT A L'UNIVERSITÉ DE CONSTANTINE (ALGÉRIE)

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT
DE DEUX INSECTES HÉTÉROMÉTABOLES
PAMPHAGUS ELEPHAS (L.) (Orthoptère)
et LEUCOPHAEA MADERAE FABRICIUS (Dictyoptère)**

Soutenue le

7 Mai
7 Mai

1975 devant la commission d'examen:

M. SELLIER R.

Président

Mme FUZEAU-BRAESCH S.

Examineur

M. GAUTIER Y.

Examineur

M. MATZ G.

Examineur

M. SAUDRAY Y.

Examineur

S O M M A I R E

	page
Avant-Propos	IV
Introduction	VI
Première partie: Cycle biologique de <i>Pamphagus elephas</i> (L.)	1
Chapitre 1. Cycle biologique	1
A. Introduction	1
B. Techniques d'élevage	1
C. Durée de l'intermue et croissance des larves	2
D. Etude morphologique	3
I. Description de l'imago	3
II. Description des stades larvaires	3
E. Résumé	5
Deuxième partie: Développement embryonnaire de <i>Leucophaea maderae</i> Fabr.	13
Chapitre 2. Cycle biologique de <i>Leucophaea maderae</i> Fabr.	13
A. Introduction	13
B. Technique d'élevage	13
C. Biologie	14
D. Résumé	14
Chapitre 3. Chronologie du développement et croissance pondérale	17
A. Chronologie du développement	17
I. Introduction	17
II. Méthodes	17
III. Table de développement	18
IV. Conclusion	44
B. Croissance pondérale	46
Chapitre 4. Organogenèse	51
A. Développement des trachées, des oenocytes, du système nerveux et des gonades	51
I. Introduction	51
II. Techniques	51
III. Observations	52
IV. Discussion - Conclusions	53
B. Métabolisme respiratoire	64
I. Introduction	64
II. Matériel et méthodes	64
III. Résultats: Métabolisme respiratoire	64

	II
Troisième partie: Développement postembryonnaire de <i>Pamphagus elephas</i>	74
Chapitre 5. Développement postembryonnaire des appareils génitaux mâle et femelle	74
A. Introduction	74
B. Matériel et techniques	74
C. Observations	74
I. Développement de l'appareil génital mâle	74
II. Développement de l'appareil génital femelle	83
D. Conclusions	93
Chapitre 6. Etude de l'évolution des protéinogrammes de l'hémolymphe au cours des derniers stades larvaires	94
Quatrième partie: Stade imaginal de <i>Pamphagus elephas</i> et <i>Leucophaea maderae</i>	105
Chapitre 7. Etude des appareils génitaux de l'imago de <i>Pamphagus elephas</i>	105
A. Etude histologique et histochimique de l'appareil génital	105
I. Introduction	105
II. Techniques	105
III. Etude de l'appareil génital mâle	106
IV. Etude de l'appareil génital femelle	124
V. Résumé et conclusions	134
Chapitre 8. Anomalies et contrôle de la régénération des cerques chez <i>Leucophaea maderae</i>	135
A. Anomalies	135
I. Anomalies spontanées	135
II. Anomalies de régénération	140
B. Régénération des cerques	140
I. Introduction	140
II. Matériel et méthodes	141
III. Résultats	142
1. Histogenèse du régénérat	142
2. Régénération simple après section des cerques	151
3. Régénération après section des nerfs splanchno-génitaux	152
4. Régénération après section médiane des cerques, accompagnée ou non de la section des nerfs	157
5. Régénération après section des deux cerques et section unilatérale des nerfs splanchno-génitaux	159
C. Conclusions	161
Conclusions générales	162
Bibliographie	166

A la mémoire de mon père .

AVANT - PROPOS

Je suis heureux de l'occasion qui m'est offerte pour exprimer mes remerciements à tous ceux qui, sous une forme ou sous une autre, m'ont apporté leur aide et leurs encouragements amicaux au cours de la réalisation de ce travail.

A mon maître, Monsieur le Professeur G. MATZ qui m'a ouvert généreusement les portes de son laboratoire et qui m'a dirigé dans mes travaux de recherches dès la préparation de mon D.E.A. à ALGER, je tiens à exprimer mes plus vifs remerciements. Se dépensant sans compter, il a suivi de très près la progression de mes travaux ; son grand dévouement, sa vaste érudition et ses multiples conseils m'ont permis de travailler dans une atmosphère stimulante et de mener à bien ce travail. J'adresse à Monsieur le Professeur G. MATZ l'expression de ma profonde gratitude.

J'ai toujours trouvé le meilleur accueil auprès de Monsieur le Professeur R. SELLIER qui m'a souvent permis de travailler dans son laboratoire et qui a témoigné un vif intérêt pour mes recherches. Il me fait l'honneur et le plaisir de bien vouloir présider le jury qui va juger cette thèse. Qu'il me soit permis de lui exprimer ma respectueuse gratitude.

C'est un grand honneur pour moi et une joie de pouvoir compter, malgré ses lourdes charges, Monsieur le Professeur Y. SAUDRAY, Recteur d'Académie, parmi les membres du jury. J'ai toujours conservé le souvenir de ses cours clairs et vivants dont il a le secret. Je lui adresse mes sincères remerciements.

Mes remerciements vont aussi à Madame FUZEAU-BRAESCH, Maître de recherches au C.N.R.S., pour l'amabilité avec laquelle elle a accepté de faire partie du jury de thèse. Ayant été collègue à l'Université de CONSTANTINE pendant un semestre, j'ai pu apprécier son dynamisme, le sens de ses responsabilités ainsi que sa grande valeur scientifique. Qu'elle trouve ici l'expression de mon amical souvenir.

Monsieur le Professeur Y. GAUTIER, malgré ses nombreuses occupations, n'a pas craint de faire un long déplacement et c'est pour moi un honneur de le voir accepter de juger ce travail. Je lui exprime mes plus vifs remerciements.

Je dois à Monsieur le Professeur Agrégé M. GIRAULT, Directeur du Département de Biochimie (Faculté de Médecine et de Pharmacie d'ANGERS) et à Monsieur le Professeur M. RIDE, Directeur de la Station Phytopathologique de l'I.N.R.A. (ANGERS), une particulière reconnaissance pour m'avoir permis de travailler dans leurs laboratoires. Je remercie également Monsieur J. TRIGALET, Assistant de Recherche à la Station sus-indiquée, pour son aide technique.

Je voudrais dire ma reconnaissance envers Monsieur le Professeur J. SCHWANDER pour avoir bien voulu mettre à ma disposition son laboratoire et ses connaissances dans le domaine de la Physiologie.

Je n'oublierai pas l'aide précieuse de Madame J. MATZ pour la frappe intégrale du présent mémoire et je l'en remercie bien vivement.

Je tiens également à exprimer mes remerciements au C.I.E.S. (Ministère des Affaires Etrangères, PARIS) de m'avoir fait bénéficier d'une bourse de stage de longue durée.

Il m'est agréable de remercier tout le personnel technique du laboratoire de Biologie Animale d'ANGERS et d'exprimer mon meilleur souvenir à tous mes amis de la Faculté des Sciences d'ANGERS et des Départements des Sciences Biologiques des Universités d'ALGER et de CONSTANTINE.

I N T R O D U C T I O N

La spécialité du D.E.A. (Entomologie) que je suivis à ALGER m'a conduit à poursuivre des travaux de recherches dans ce domaine. Et au cours de ce travail j'ai fini par porter un intérêt particulier à ce groupe zoologique. De même, les conseils avisés et l'attitude encourageante et bienveillante de mon maître ont contribué pour une grande part à l'orientation de mes recherches.

Je me suis alors vite aperçu que les Insectes représentent une classe extrêmement vaste et complexe du règne animal. Et pour ne citer qu'un exemple, à l'heure actuelle, il a été décrit plus de 25000 espèces d'Insectes en Algérie. Cependant, malgré l'importance de ce groupe animal, on ne compte aucun Algérien formé dans ce domaine. Ainsi, appelé à diriger une équipe de recherches dans le cadre de la mise en place de la filière Entomologie appliquée à l'Université de CONSTANTINE, j'ai voulu utiliser différentes techniques biologiques sur le matériel (Insectes) et en rapport avec les axes de recherches du laboratoire de Biologie animale de la Faculté des Sciences d'ANGERS.

A l'origine, c'est *Pamphagus elephas* (L.), Orthoptère endémique du Magreb qui devait faire l'objet de mes études. Malheureusement, je n'ai pas toujours pu disposer d'un nombre suffisant d'individus, le développement des embryons restant très aléatoire dans les conditions artificielles à la suite d'une diapause embryonnaire ; de plus, le cycle biologique de cette espèce est annuel. Aussi, mes études ont été étendues à une autre espèce : *Leucophaea maderae* Fabr., Dictyoptère élevé au laboratoire de Biologie animale d'ANGERS.

L'objet de mes études a été le contrôle du développement de l'appareil génital. Mais avant d'aborder une étude expérimentale il nous fallait, pour les espèces considérées, une parfaite connaissance des développements embryonnaire et postembryon-

naire ainsi que de la morphologie et de l'histologie de l'adulte. L'exposé qui va suivre comprend quatre parties :

La première partie est consacrée à l'étude du cycle biologique de *Pamphagus elephas*. Cet Insecte n'avait jamais été utilisé pour une étude expérimentale ; nous avons étudié sa biologie, établi le nombre de stades larvaires et étudié sa croissance morphométrique.

Dans la seconde partie, j'ai étudié le développement embryonnaire de *Leucophaea maderae* : une table chronologique du développement a été établie ; elle permet ensuite de travailler sur des animaux appartenant à un stade bien déterminé (indépendant des fluctuations de la température donc de la durée de l'incubation). La croissance pondérale, l'organogenèse et le métabolisme respiratoire ont été précisés en fonction des stades de développement.

La troisième partie est consacrée à l'étude du développement postembryonnaire des appareils génitaux mâle et femelle : anatomie, histologie et histochimie à travers les stades larvaires. L'analyse électrophorétique de l'hémolymphe (où sont prélevés les matières mises en réserve dans les ovocytes) a été entreprise pour les derniers stades larvaires et l'imago.

Dans la quatrième partie sont abordés les problèmes concernant l'imago : appareils génitaux mâle et femelle de *Pamphagus elephas* et régénération chez *Leucophaea maderae*. La découverte d'anomalies spontanées sur des animaux de notre élevage nous a amené à étudier le contrôle de l'induction du régénérat. Pour éviter l'intervention de gradients, nous avons utilisé les cerques. Après section, nous avons étudié l'histogenèse et, par section des nerfs splanchno-génitaux, mis en évidence le rôle du système nerveux dans la régénération des cerques.

PREMIERE PARTIE

Cycle biologique de Pamphagus elephas (L.)

CHAPITRE 1. Cycle biologique de Pamphagus elephas (L.)

A. INTRODUCTION

Parmi les Insectes, les Orthoptères constituent un matériel de choix pour des études morphologiques et surtout des travaux expérimentaux. Les Criquets migrants surtout ont été utilisés pour la facilité de leur élevage en captivité alors que Pamphagus elephas, endémique au Maghreb, semble avoir fait l'objet d'aucune étude. Seul CHOPARD (1943) a donné quelques indications succinctes sur les Pamphagidés dans son ouvrage sur les Orthoptéroïdes d'Afrique du Nord.

B. TECHNIQUES D'ELEVAGE

Pamphagus elephas se rencontre dans la région côtière de l'Afrique du Nord. Cet Acridien affectionne les terrains vagues ensoleillés où il vit à terre et sur les buissons bas, particulièrement sur une Scrofulariacée, Verbascum sinuatum. Les animaux étudiés ont été récoltés à l'état larvaire, dans la nature, à partir du mois d'août. Ils proviennent essentiellement des environs d'Alger (Birmandreis, El-Biar, Zéralda et surtout El-Harrach). Leur maintien en captivité est relativement facile ; au laboratoire, les animaux sont disposés dans des cages en bois grillagées, placées dans une pièce où règnent une température de 22°C environ et une humidité relative voisine de 70%. Leur nourriture est constituée de Verbascum, de Laiterons, Bleuets, Pissenlits et de son. Du coton hydrophile imbibé d'eau leur permet de boire. Ainsi, les premiers imagos sont obtenus dès le mois de décembre alors que dans la nature, ce stade ne se rencontre qu'à partir du mois d'avril de l'année suivante. La période de ponte se situe entre le mois de mai et le mois de juin.

Les imagos des deux sexes ont été placés dans des cages en bois grillagées de dimensions 37 x 60 x 38cm. Du sable, préalablement bouilli et mis dans des cristallisoirs de taille moyenne, placés à l'intérieur de la cage d'élevage, permet aux femelles d'y pondre. Le milieu de ponte est arrosé régulièrement d'eau distillée, en vue d'y maintenir une humidité convenable. Pour pondre, la femelle plante son abdomen dans le sable, en prenant appui sur le bord du cristallisoir et dépose l'oothèque, au terme d'une période relativement longue, comprise entre une et trois heures. L'extrémité apparente de l'oothèque est ensuite recouverte de sable par la femelle. L'oothèque renferme un nombre élevé d'oeufs, mesurant chacun 2mm de long et 1,5mm de diamètre environ. Chaque oothèque qui vient d'être pondue est retirée avec précaution et placée dans un cristallisoir plus petit, rempli de sable également bouilli. Le cristallisoir est à son tour placé à l'intérieur d'une cage grillagée de petite dimension : 30 x 40 x 30cm, afin de pouvoir recueillir les premières larves. Les premières éclosions ont été obtenues début août. Pour déterminer le jour exact des mues larvaires, les individus ont été marqués, soit sur le pronotum, soit sur le fémur postérieur, à l'aide d'un crayon feutre, d'un point rouge s'il s'agit de femelles et d'un point bleu s'il s'agit de mâles.

C. DURÉE DE L'INTERMUE ET CROISSANCE DES LARVES

A partir de notre élevage, nous avons pu dénombrer 7 mues dont 6 larvaires et la septième est une mue imaginale, ce qui nous a permis de définir 7 stades larvaires, aussi bien chez le mâle que chez la femelle, et l'imago. Celui-ci, à ailes vestigiales, ressemble à la larve dont il est issu. La durée de l'intermue étant variable, des individus de même âge peuvent appartenir à des stades larvaires différents. Dans la nature, la durée du cycle est annuelle, alors qu'il est possible d'obtenir deux générations par an au laboratoire. Dans ces conditions les premiers imagos sont obtenus dès le mois de décembre alors que dans les conditions naturelles, le stade imaginal n'est atteint qu'au printemps. Cette espèce passe donc l'hiver à l'état larvaire. Ce phénomène est également signalé par WINTREBERT (1969). La durée des stades larvaires dans la nature sera précisée ultérieurement.

Les données numériques relatives au développement chronologique de *Pamphagus elephas* sont rassemblées dans le tableau 1.

Nous avons apprécié la croissance de *Pamphagus elephas* en considérant 2 paramètres : la longueur des fémurs postérieurs droit et gauche et la largeur de la tête mesurée au niveau des joues. En portant en abscisses la largeur de la tête et en ordonnées la longueur du fémur, on obtient un nuage de points pour chaque stade larvaire (Fig. 1 et 2). La taille moyenne des individus du groupe

est marquée d'une croix ; il est possible de faire passer une ligne sensiblement rectiligne le long de ces valeurs moyennes ce qui signifie que la croissance de *Pamphagus elephas* est à peu près isométrique. Dans le cas du mâle, un nombre très faible de larves du dernier stade ont une taille supérieure à celle de certains imagos, ce qui se traduit par un léger chevauchement de ces deux stades mais la confusion peut être levée en se basant sur la longueur des élytres ; ceux-ci, inaptes au vol, apparaissent extérieurement au cinquième stade larvaire.

D. ETUDE MORPHOLOGIQUE

I. Description de l'imago.

L'imago présente un corps allongé, légèrement comprimé ; sa coloration est vert foncé ; ses antennes ont seize articles. Le pronotum, lisse et tectiforme, couvre le bord postérieur du mésonotum chez la femelle et s'étend même sur une partie du métanotum chez le mâle ; sa longueur moyenne est de 11,9mm chez le mâle et 17mm chez la femelle ; les ailes sont réduites à une paire d'élytres rudimentaires fixées sur le mésonotum ; ils sont étroits, spatuliformes, et munis d'une bandelette blanche sur le bord supérieur ; leur longueur moyenne voisine 10,3mm chez le mâle et 12mm chez la femelle ; la longueur approximative du corps est de 60mm pour le mâle et de 78mm pour la femelle ; le poids moyen de l'insecte adulte est de 5g chez le mâle et de 13g chez la femelle, alors que l'imago de criquet migrateur n'atteint que 2g. La largeur moyenne de la tête est de 7,7mm pour le mâle et de 10,7mm pour la femelle ; la longueur moyenne du fémur postérieur est de 22,3mm pour le mâle et 26,5mm pour la femelle. La croissance de *Pamphagus elephas* est représentée graphiquement et les données biométriques concernant l'imago sont résumées dans le tableau 2.

II. Description des stades larvaires.

La description des différents stades larvaires est basée sur :

- L'absence ou la présence d'élytres ;
- La taille des élytres ;
- Le nombre d'articles antennaires ,
- La longueur du pronotum mesurée au niveau de la ligne médiodorsale ;
- La largeur de la tête au niveau des joues ;
- La longueur du fémur postérieur

Les données biométriques que nous allons mentionner sont portées dans les tableaux 3 et 4.

STADE I. : Ce stade comprend des individus dont la longueur du corps est de 6mm environ et ayant une coloration brunâtre ; les antennes possèdent chacune 7 articles et le pronotum mesure approximativement 1,4mm pour les deux sexes ; les élytres sont absents ; la largeur moyenne de la tête est de 1,4mm pour les deux sexes, alors que la longueur moyenne du fémur postérieur est de 3,4mm pour le mâle et 3,5mm pour la femelle. Il n'existe pas de différences morphologiques notables entre le mâle et la femelle à ce stade.

STADE II. : Il est constitué par des larves mesurant environ 11mm de long. Le nombre d'articles antennaires est égal à 8 ; le pronotum a 2mm chez le mâle et 2,4mm chez la femelle ; les élytres sont présents bien qu'ils ne soient pas visibles extérieurement ; la largeur moyenne du fémur postérieur est de 4,6mm pour le mâle et de 4,7mm pour la femelle.

STADE III. : Il comprend des animaux mesurant 16mm de long et de coloration jaunâtre ; les antennes sont composées de 8 articles ; la longueur moyenne du pronotum est de 3,1mm aussi bien chez le mâle que chez la femelle : il en est de même pour la largeur moyenne de la tête qui voisine 2,4mm ; par contre, la longueur moyenne du fémur postérieur est de 5,7mm pour le mâle et de 5,9mm pour la femelle. De même que pour les stades précédents, l'aspect général externe des différentes larves ne semble pas présenter de différences sensibles entre le mâle et la femelle.

STADE IV. : Il est constitué par des larves ayant 20mm environ de long ; la coloration du corps est semblable à celle du stade III ; les antennes ont 9 articles ; la largeur moyenne de la tête est de 2,8mm pour le mâle et de 3mm chez la femelle ; la longueur moyenne du pronotum est de 4,4 chez le mâle et de 4,5 chez la femelle ; celle du fémur postérieur est de 7,1mm pour le mâle et de 7,2mm pour la femelle ; les élytres ne sont pas encore visibles extérieurement.

STADE V. : Il comprend des animaux ayant 23mm de long ; la coloration du corps est sensiblement la même que celle des stades précédents ; cependant on peut noter l'apparition de nombreux petits points noirs répartis sur l'ensemble du corps ; les antennes possèdent 10 articles ; la largeur moyenne de la tête est de 3,6mm pour le mâle et de 3,8mm pour la femelle ; les élytres, de même coloration que celle du corps, sont apparents à ce stade, et mesurent en moyenne

1,3mm chez le mâle et 1,6mm chez la femelle ; la longueur moyenne du pronotum atteint 5,3mm chez le mâle et 6,2mm chez la femelle ; celle du fémur postérieur est de 8,6mm pour le mâle et de 8,9mm pour la femelle.

STADE VI. : Il comprend des larves mesurant 42mm environ de long ; la coloration du corps devient verte, parsemée de points noirs ; les antennes ont 15 articles ; la largeur moyenne de la tête est de 4,5mm pour le mâle et de 5,2mm pour la femelle ; la longueur moyenne du pronotum peut atteindre 7,9mm chez le mâle et 9mm chez la femelle ; les élytres, généralement de couleur blanchâtre, sont visibles extérieurement et présentent une longueur moyenne de 2,2mm pour le mâle et 3,2mm pour la femelle ; la longueur moyenne du fémur postérieur est de 11,4mm chez le mâle et 12,9mm chez la femelle.

STADE VII. : C'est le dernier stade larvaire. Il est constitué par des larves ayant une longueur approximative de 45mm pour le mâle et 50mm pour la femelle ; la coloration du corps est semblable à celle des larves du stade précédent ; les antennes ont 16 articles ; la largeur moyenne de la tête est de 6,2mm pour le mâle et 7,8mm pour la femelle ; la longueur du pronotum est de 10mm pour le mâle et 13mm pour la femelle, en moyenne ; les élytres prennent une coloration noire et sont bordés par une fine bandelette blanchâtre ; ils mesurent 4,9mm chez le mâle et 5,3mm chez la femelle ; la longueur moyenne du fémur postérieur est de 16,3mm pour le mâle et 18,9mm pour la femelle.

E. RÉSUMÉ

Le développement larvaire de *Pamphagus elephas*, espèce grégaire, comprend un nombre fixe de 7 stades larvaires, aussi bien chez le mâle que chez la femelle. Nous avons étudié les caractères morphologiques de l'adulte et des différents groupes larvaires, ainsi que la durée de l'intermue ; celle-ci est particulièrement courte, en ce qui concerne les premiers stades larvaires.

La croissance de cette espèce, déterminée à partir de la longueur du fémur postérieur et de la largeur de la tête, est isométrique. Dans la nature, *Pamphagus elephas* présente un cycle annuel, alors qu'au laboratoire, il est possible d'obtenir deux générations par an.

Planche 1
Pamphagus elephas

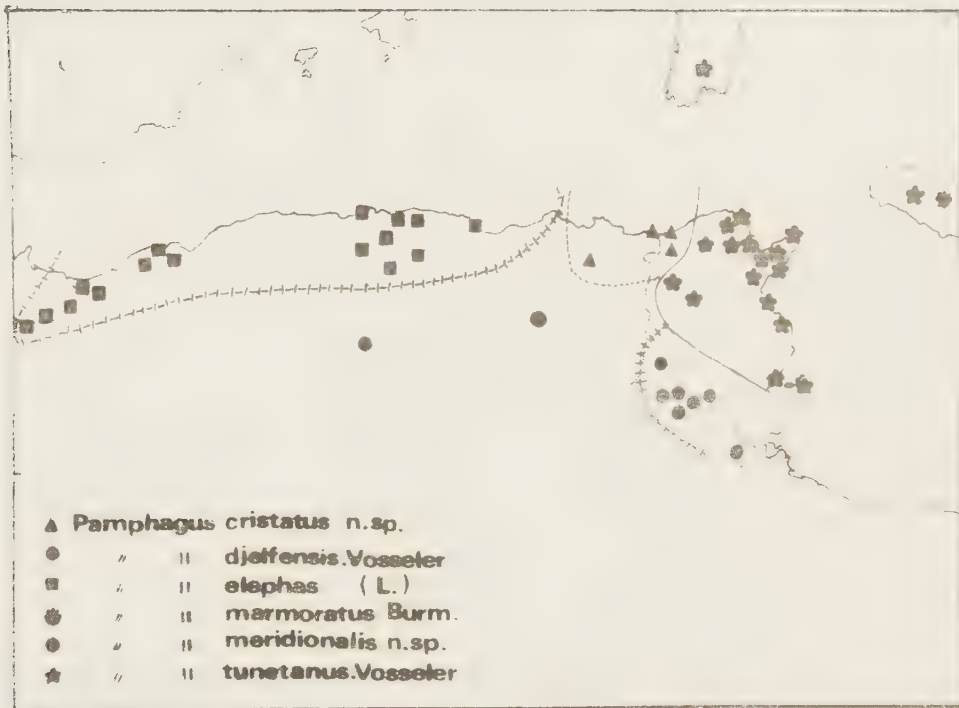
6



Leucophaea maderae



Planche 2



Répartition géographique des espèces du genre *Pamphagus* Thunberg
(D'après DESCAMPS & MOUNASSIF)



Aires probables concernant l'origine & les directions de dissémination à partir de *L. maderae* F.
(D'après REHN)

Tableau 1

DUREE EN LABORATOIRE DES STADES LARVAIRES (en jours)

	Stades	I	II	III	IV	V	VI	VII
C'	Nombre d'observations	10	10	9	10	10	15	15
	Durée moyenne du stade	11	9	8	10	18	18	18
	Valeurs extrêmes	8-15	6-12	6-12	7-13	10-26	10-26	14-26
C	Nombre d'observations	10	9	10	11	10	11	6
	Durée moyenne du stade	9	10	9	10	14	22	24
	Valeurs extrêmes	7-12	7-15	7-12	6-13	8-18	14-33	16-32

Tableau 2

DONNÉES BIOMÉTRIQUES DES IMAGOS ♂ et ♀

	Paramètres	Longueur du corps (en mm)	Longueur du pronotum (en mm)	Longueur des élytres (en mm)	Longueur du fémur posté- rieur (mm)	Largeur de la tête (en mm)	Poids du corps (en g)
♂	Nombre de mesures	22	41	55	121	86	31
	Valeur moyenne	60	11,9	10,5	22,5	7,7	5
	Valeurs extrêmes	50-70	9,9-14	7,5-12	18,2-28	6,6-9	3,5-7
♀	Nombre de mesures	18	17	17	51	47	15
	Valeur moyenne	78	17	12	26,5	10,7	12,9
	Valeurs extrêmes	65-95	15-29	9,3-13,5	22,2-30,5	9,2-12,6	5,7-21

Tableau 3

DONNEES BIOMETRIQUES DES STADES LARVAIRES MALES

	Stades	I	II	III	IV	V	VI	VII
Fémur postérieur (en mm)	Nombre de mesures	17	13	19	15	16	53	86
	Longueur moyenne	3,4	4,6	5,7	7,1	8,6	11,4	16,3
	Valeurs extrêmes	3,2— 3,6	4,3— 5,0	4,6— 6,3	6,7— 7,3	7,9— 9,3	10,1— 13,6	14,3— 18,8
Pronotum (en mm)	Nombre de mesures	8	9	10	12	12	23	28
	Longueur moyenne	1,4	2	3,1	4,4	5,3	7,9	10
	Valeurs extrêmes	1,2— 1,4	1,9— 2,3	2,7— 3,6	3,9— 4,7	5,1— 5,5	6,7— 9	8,9— 11,5
Élytres (en mm)	Nombre de mesures	—	6	8	12	10	14	15
	Longueur moyenne	—	0,4	0,7	0,9	1,3	2,2	4,9
	Valeurs extrêmes	—	0,3— 0,5	0,6— 0,8	0,8— 1	1,2— 1,5	1,8— 2,5	4,6— 5,1
Tête (en mm)	Nombre de mesures	12	12	15	17	12	34	62
	Largeur moyenne	1,4	1,9	2,4	2,8	3,6	4,5	6,2
	Valeurs extrêmes	1,2— 1,5	1,8— 2,1	2,2— 2,5	2,6— 3	3,2— 3,9	4—5,1	5,5— 6,2

Tableau 4

DONNEES BIOMETRIQUES DES STADES LARVAIRES FEMELLES.

	Stades	I	II	III	IV	V	VI	VII
Fémur postérieur (en mm)	Nombre de mesures	20	19	24	15	29	45	37
	Longueur moyenne	3,5	4,7	5,9	7,2	8,9	12,9	18,9
	Valeurs extrêmes	3,3— 3,9	4,4— 5	5,2— 6,7	6,8— 7,9	8,1— 10,4	11,3— 16,8	17— 21,6
Pronotum (en mm)	Nombre de mesures	7	10	11	11	11	20	23
	Longueur moyenne	1,4	2,4	3,1	4,5	6,2	9	13
	Valeurs extrêmes	1,3— 1,6	2,3— 2,6	2,8— 3,8	4,2— 4,8	5,4— 7,4	7,7— 11,1	11,6— 15,3
Elvres (en mm)	Nombre de mesures	—	4	10	8	11	12	14
	Longueur moyenne	—	0,4	0,8	1	1,6	3,2	5,3
	Valeurs extrêmes	—	0,3— 0,5	0,7— 0,9	0,9— 1	1,4— 1,9	2,9— 3,4	4,2—6
Tête (en mm)	Nombre de mesures	13	16	15	18	21	27	32
	Largeur moyenne	1,4	1,9	2,4	3	3,8	5,2	7,8
	Valeurs extrêmes	1,3— 1,6	1,7— 2,2	2,2— 2,6	2,4— 3,3	3,4— 4,3	4,5— 6,5	7,1— 9,7

Figure 1



Fig. 1 — Croissance de Pamphagus elephas mâle
(longueur du fémur postérieur en fonction de la largeur de la tête)

Figure 2



Fig. 2. — Croissance de *Pamphagus elephas* femelle
longueur du fémur postérieur en fonction de la largeur de la tête

DEUXIÈME PARTIE

Développement embryonnaire de Leucophaea maderae (Fabr.)CHAPITRE 2. Cycle biologique de Leucophaea maderae (Fabr.)

A. INTRODUCTION.

Leucophaea maderae Fabr. ou Blatte de Madère est un Insecte Dictyoptère appartenant à la famille des Blattidae, Epilamprinae. Elle a été décrite à partir d'exemplaires des Iles de Madère, dans l'Atlantique. Plusieurs espèces appartenant au genre Leucophaea vivent dans la plus grande partie de l'Afrique située au sud du Sahara. On pense que Leucophaea maderae est originaire de l'Afrique occidentale et qu'elle aurait été introduite à Madère, aux Antilles et sur les côtes brésiliennes vraisemblablement avant le début du 19^e siècle. En dehors de l'Afrique occidentale, elle est également connue dans les Iles Canaries, au Maroc, en Espagne, et en Corse. En Asie et dans le Pacifique, elle se rencontre à Jawa, aux Philippines et à Hawaï. Cette espèce est bien établie aux Antilles (Cuba, Jamaïque, Porto-Rico et Bahamas) ; elle a été signalée aux Etats-Unis au début du 19^e siècle. Par la suite elle s'est établie dans les immeubles de HARLEM à NEW YORK. En Amérique du Sud, elle se rencontre sur les côtes brésiliennes, au sud de Panama, en Colombie, au Vénézuëla, aux Guyanes, en Equateur et en Argentine. Berta Scharrer (1951) a été la première à utiliser cette espèce comme animal de laboratoire, la souche utilisée ayant été introduite lors d'une importation de Singes venant d'Amérique du Sud.

B. TECHNIQUE D'ÉLEVAGE.

La Blatte de Madère est élevée dans de grandes caisses dont les parois sont vitrées et le couvercle grillagé. Le fond des caisses est recouvert par du sable légèrement humide. Ces animaux lucifuges sont gardés dans une semi obscurité ; des cartons sont disposés dans les caisses d'élevage pour leur permettre de se cacher. Ils sont nourris de salade, de carottes, de pain et d'un mélange de son et de flocons d'avoine mais leur nourriture favorite reste la banane. La température de la salle d'élevage varie de 26 à 30°C.

C. BIOLOGIE.

Leucophaea maderae est une espèce ovovivipare : l'oothèque est incubée dans une poche interne située dans l'abdomen de la mère et les jeunes éclosent à l'état de larves capables de se nourrir par elles-mêmes. La larve nouveau-née possède les principaux caractères morphologiques de l'adulte, exceptée les ailes. Au Brésil où cette espèce vit à l'état grégaire, l'accouplement se produit le plus souvent pendant la saison chaude et pluvieuse et dure 20 à 30 minutes (SCHARRER, 1951). La durée moyenne du développement embryonnaire est de 58 jours, celle du développement larvaire de 150 jours pour la femelle et 121 jours pour le mâle, pour les animaux élevés en groupes. Dans le cas d'animaux isolés, cette durée est respectivement 127 jours pour le mâle et 163 jours pour la femelle. Aucun développement parthénogénétique n'a pu être mis en évidence chez cette espèce (WILLIS et coll. ; 1958). L'adulte est capable de stridulations en frottant le bord postérieur du pronotum sur le mésotum.

Les tableaux 5 et 6, empruntés à WILLIS et coll. (1958), résument la biologie du développement de Leucophaea maderae.

D. RÉSUMÉ.

Leucophaea maderae est une espèce ovovivipare originaire de l'Afrique occidentale. Elle a été introduite à Madère, aux Iles Canaries, aux Antilles et aux Etats-Unis, où elle se rencontre à l'état grégaire et forme d'importantes colonies. La banane est sa nourriture favorite. Le développement embryonnaire dure environ 2 mois et la vie larvaire a une durée comprise entre 4 et 5 mois. Le nombre de mues est de 7 chez le mâle et de 8 chez la femelle. La parthénogenèse est absente chez cette espèce, contrairement à d'autres espèces de Blattes telles que Periplaneta americana (ROTH et WILLIS, 1956).

TABLEAU 5

Leucophaea maderae : données biologiques (d'après WILLIS et coll., 1958)

		Nombre d'observations
Durée de la période de préoviposition (en jours)	$19,8 \pm 2,0$	5
Durée d'incubation (en jours),	58 ± 4	2
Nombre d'oeufs par oothèque	$33,8 \pm 1,2$	28
Nombre d'oeufs éclos par oothèque	$18,3 \pm 1,9$	19
Pourcentage d'Insectes éclos étant devenus matures	99%	143
Durée minimale entre la mue imaginale et le 1er accouplement (en jours)	5 (mâle) 11 (femelle)	
Nombre de mues	7 (mâle) 8 (femelle)	

TABLEAU 6

Développement larvaire de Leucophaea maderae au laboratoire (WILLIS et Coll., 1958)

a.- Durée des stades larvaires (animaux isolés)

Intermues	Femelle		Mâle	
	Durée de l'intermue	Nombre d'observations	Durée de l'intermue	Nombre d'observations
1	$13,3 \pm 0,5$	14	$12,3 \pm 0,2$	26
2	$12,7 \pm 0,3$	14	$11,5 \pm 0,3$	26
3	$15,5 \pm 0,7$	14	$15,7 \pm 0,5$	26
4	$19,6 \pm 1,0$	14	$17,5 \pm 0,8$	26
5	$20,8 \pm 0,9$	14	$19,4 \pm 0,7$	26
6	$23,6 \pm 0,9$	14	$23,1 \pm 0,8$	26
7	$26,1 \pm 1,3$	14	$27,9 \pm 0,4$	26
8	$31,3 \pm 1,4$	11		

b.- Durée du développement larvaire.

Conditions d'élevage	Femelle		Mâle	
	Durée du développement larvaire	Nombre d'observations	Durée du développement larvaire	Nombre d'observations
Animaux groupés	$150 \pm 2,7$	41	$121 \pm 2,0$	38
Animaux isolés	163		127	

CHAPITRE 3. Chronologie du développement et croissance pondérale.

A. CHRONOLOGIE DU DEVELOPPEMENT.

I. Introduction.

Nous avons abordé le développement embryonnaire de *Leucophaea maderae* Fabr. pour avoir un certain nombre de repères précis concernant les étapes de l'embryogénèse de cette espèce. La description de ces stades est essentiellement basée sur des critères de morphologie externe. Des tables de développement embryonnaire ont déjà été établies dans divers groupes d'Insectes et notamment chez les Orthoptéroïdes par SALT (1949) chez *Melanoplus*, SHULOV et PENER chez *Locusta migratoria* (1959) et *Schistocerca gregaria* (1963), SBRENNA chez *Schistocerca gregaria* (1969), FOURNIER (1967) chez *Carausius morosus*, LAUGA (1969) chez *Acheta domestica*, DILLITRE (1969) chez *Blabera craniifer* et LENOIR-ROUSSEaux et LENDER (1970) chez *Periplaneta americana*.

Pour des raisons d'utilité pratique, nous avons retenu le stade du repli amniotique, visible à la loupe binoculaire, comme premier stade embryonnaire, le dernier stade étant bien entendu celui qui précède de peu l'éclosion. D'autre part, nous avons tenté d'établir des correspondances entre les principaux stades du développement embryonnaire des Blattes : *Blabera craniifer*, *Leucophaea maderae* et *Periplaneta americana*.

II. Méthodes.

Plusieurs fois par jour la cage d'élevage est examinée et les femelles qui viennent d'atteindre le stade imaginal et qui sont reconnaissables à leur tegument clair, sont isolées dans une autre cage ; après une semaine, des imago mâles sont mélangés aux femelles vierges ; la ponte a lieu une douzaine de jours environ après la mue imaginal ; pour connaître la durée d'incubation, les femelles sont prélevées au moment du retournement de l'oothèque et placées chacune isolément dans une petite boîte en matière plastique. Des Blattes gravides sont sacrifiées à des âges différents pendant toute la durée d'incubation. Celle-ci avoisine 59 jours, nos résultats étant en accord avec ceux donnés par WILLIS et Coll. (1958). Cette Blatte fait partie des espèces ovovivipares, l'oothèque étant incubée dans l'utérus maternel pendant toute la vie embryonnaire ; le prélèvement de l'oothèque a lieu dans du liquide physiologique. Les embryons ont été fixés aux

liquides de BOUTIN et de HUMER (BULLIENS, 1969). Les embryons des stades 1 à 11 ont été colorés au violet de gentiane après avoir été débarrassés de leurs enveloppes protectrices et du vitellus. La durée d'incubation a été prise en considération bien qu'il ne semble pas y avoir de relation directe entre elle et le développement embryonnaire. Les dessins ont été réalisés à l'aide de la chambre claire.

III. Table de développement.

Le développement embryonnaire comporte 30 stades répartis en cinq étapes correspondant à des évolutions embryonnaires successives. Ces étapes sont les suivantes :

- formation de la bandelette embryonnaire (stades 1 à 3)
- métamérisation de la région céphalique, gnathale et thoracique (stades 4 à 6)
- déploiement de l'extrémité abdominale et fermeture dorsale suivie du développement embryonnaire (stades 17 à 22).
- pigmentation progressive des yeux et des appendices (stades 23 à 30).

1. Description des stades embryonnaires.

(Les numéros des figures correspondent à ceux des stades)

STADE 1. A partir du 7^e jour, après la ponte. Embryon cordiforme limité à l'arrière par le repli amniotique en forme de croissant ; mise en place des ébauches des lobes protocéphaliques.

STADE 2. A partir du 7^e jour. Allongement de l'ébauche cordiforme ; ce stade préfigure la formation de la bandelette embryonnaire.

STADE 3. A partir du 8^e jour. Bandelette embryonnaire bien constituée.

STADE 4. A partir du 8^e jour. Etirement de la bandelette embryonnaire ; apparition des premiers indices concernant les régions antennaires et stomodéales.

STADE 5. A partir du 8^e jour. Territoires antennaires facilement décelables ; région stomodéale bien visible ; ségrégation des segments gnathaux amorcée.

STADE 6. A partir du 9^e jour. Stomodeum très net ; début de formation du labre.

apparition des ébauches des plaques optiques et formation des vésicules coelomiques au niveau des antennes ; mise en place des segments gnathaux et thoraciques ; premiers signes d'apparition des appendices thoraciques, labiaux et maxillaires.

STADE 7. A partir du 9^e jour. Ségrégation des premiers segments abdominaux ; le labre est bien constitué ; formation des ébauches mandibulaires, maxillaires, labiales et des pattes thoraciques ; formation des vésicules coelomiques au niveau des maxilles, du labium et des appendices thoraciques ; les antennes font légèrement saillie latéralement.

STADE 8. A partir du 10^e jour. Ségrégation d'au moins trois segments abdominaux ; le labre recouvre plus de la moitié du stomodeum ; les antennes s'allongent sans atteindre les mandibules ; début de formation des pleuropodes et de l'ébauche proctodéale ; apparition des premiers indices concernant le reploiement de l'extrémité abdominale.

STADE 9. A partir du 10^e jour. Ségrégation de 4 à 5 segments abdominaux ; le labre recouvre presque entièrement le stomodeum ; les antennes ont deux articles et sont orientées vers la région médio-ventrale de l'embryon ; le reploiement abdominal se poursuit ; ébauche proctodéale bien visible.

STADE 10. A partir du 11^e jour. Ségrégation d'au moins six segments abdominaux ; le labre recouvre entièrement le stomodeum ; les antennes atteignent la région mandibulaire ; début d'apparition des ébauches des palpes maxillaires et labiaux ; reploiement abdominal complètement réalisé.

STADE 11. A partir du 12^e jour. Ségrégation de 7 à 8 segments abdominaux ; le labre a progressé vers l'arrière de l'embryon laissant derrière lui le stomodeum visible par transparence ; début de formation de la gouttière proctodéale.

STADE 12. A partir du 13^e jour. Ségrégation d'au moins 9 segments abdominaux ; les antennes ont trois articles et leurs extrémités se juxtaposent dans la région mandibulaire ; les appendices thoraciques ont deux articles et se juxtaposent dans le plan sagittal ; les vésicules coelomiques des segments abdominaux se rapprochent fortement de la ligne médio-ventrale.

STADE 13. A partir du 13^e jour. Métamérisation abdominale presque complète ;

le labre est bien délimité et son extrémité est légèrement échancrée ; les antennes ont quatre articles et atteignent le labium ; les palpes maxillaires et labiaux ont respectivement deux articles ; les appendices thoraciques ont trois articles et leurs extrémités atteignent le 2^e segment abdominal , apparition des premiers indices concernant les pelotes adhésives ; début de formation des filaments pleuropodiaux qui se prolongent au delà du 2^e segment abdominal ; gouttière proctodéale bien constituée.

STADE 14. A partir du 14^e jour. Métamérisation abdominale complète ; les antennes sont proches des extrémités des palpes maxillaires ; mise en place des paraglosses et des galéas ; les pattes métathoraciques atteignent le 2^e segment abdominal ; ségrégation des pelotes adhésives ; étirement important des filaments pleuropodiaux qui peuvent atteindre le 5^e segment abdominal.

STADE 15. A partir du 15^e jour. Les bases des antennes ensèrrent le labre ; individualisation des mandibules ; les appendices gnathaux progressent vers l'avant de l'embryon ; ébauches des pelotes adhésives bien constituées ; les pleuropodes donnent naissance à deux longs filaments ; apparition des premiers signes des stigmates abdominaux ; ébauches des cerques amorcées.

STADE 16. A partir du 17^e jour. Lobes oculaires légèrement ébauchés ; allongement du labre qui se rapproche du labium dont les palpes ont quatre articles ; la maxilles et les mandibules se sont tassés sous le labre et les antennes ; celles-ci ont huit articles et se prolongent jusqu'aux tibias des pattes métathoraciques qui elles ont quatre articles et atteignent le 4^e segment abdominal ; le coxa est bien individualisé ; tergites en cours de formation ; stigmates abdominaux bien visibles ; individualisation des cerques.

STADE 17. A partir du 20^e jour. Les ébauches des lobes oculaires sont bien visibles ; les antennes possèdent de nombreux articles et atteignent le tarse des pattes mésothoraciques ; soudure labiale réalisée ; lacinias individualisés ; les pattes métathoraciques légèrement repliées atteignent le 4^e segment abdominal les flancs de l'embryon commencent à recouvrir le vitellus ; l'extrémité abdominale s'est rétractée jusqu'au niveau du 8^e segment abdominal ; cerques nets ; ébauche de la plaque suranale bien visible.

STADE 18. A partir du 21^e jour. Embryon rectiligne ; extrémité abdominale entièrement dépliée ; l'embryon continue de s'étaler progressivement et latéralement sur le vitellus ; début de la fermeture dorsale ; les lobes oculaires sont bien individualisés et font légèrement saillie de chaque côté de la tête ; tassement très accentué des appendices gnathaux sous le labre et la base des antennes ; les articles des pattes se précisent davantage que dans le stade précédent.

STADE 19. A partir du 23^e jour. Fermeture dorsale du 8^e au 7^e segment abdominal ; condensation de l'extrémité abdominale.

STADE 20. A partir du 24^e jour. La fermeture dorsale atteint le 6^e segment abdominal.

STADE 21. A partir du 25^e jour. Fermeture de l'abdomen presque complète.

STADE 22. A partir du 26^e jour. Fermeture dorsale abdominale et thoracique effectuée, suivie de la mue embryonnaire ; les antennes atteignent le 3^e segment abdominal, il en est de même des pattes métathoraciques.

STADE 23. A partir du 30^e jour. Légère pigmentation des yeux ; les antennes atteignent le 4^e segment abdominal mais les pattes métathoraciques ne dépassent guère le 3^e segment.

STADE 24. A partir du 35^e jour. Les yeux sont rose clair, la surface pigmentée ayant presque doublée par rapport au stade précédent ; les antennes se prolongent jusqu'au 6^e segment abdominal ; les pattes métathoraciques atteignent le 4^e segment de l'abdomen mais restent pliées, il y a simplement élongation des différents articles des pattes.

STADE 25. A partir du 37^e jour. Pigmentation nette des yeux qui sont franchement roses ; les antennes se prolongent au delà du 6^e segment abdominal mais les pattes métathoraciques ne dépassent guère le 4^e segment abdominal.

STADE 26. A partir du 39^e jour. Pigmentation complète des yeux qui sont rose

foncé ; les pattes métathoraciques s'allongent pour atteindre le 5^e segment abdominal alors que les antennes gardent sensiblement la même taille que précédemment.

STADE 27. A partir du 42^e jour. Début de pigmentation des mandibules ; les yeux sont de couleur brune.

STADE 28. A partir du 46^e jour. Les yeux sont brun foncé ; forte pigmentation des mandibules ; légère pigmentation du bord du labre, des galéas et des lacinias, ainsi que des épines, des chètes et des griffes.

STADE 29. A partir du 51^e jour. Les yeux sont noirs ; début de l'aplatissement dorso-ventral de l'embryon ; tergites thoraciques bien développés ; les antennes se prolongent jusqu'au 7^e segment abdominal et les pattes métathoraciques peuvent atteindre le 6^e segment de l'abdomen ; très forte pigmentation des épines, des griffes et des soies.

STADE 30. A partir du 55^e jour. Les yeux sont très noirs ; développement maximum du pronotum qui déborde latéralement et ressemble déjà à celui de la larve néonate.

A partir du 57^e jour : émergence des larves néonates.

2. Comparaison du développement embryonnaire de quelques espèces de Blattes.

Nous avons tenté de faire, dans le tableau récapitulatif ci-dessous, un parallèle entre les principales étapes du développement embryonnaire de trois espèces de Dictyoptères pour lesquelles il existe une table chronologique du développement : *Blabera craniifer*, *Leucophaea maderae* et *Periplaneta americana*. Nous nous sommes heurtés à un certain nombre de difficultés dues au fait que, en plus des variations individuelles il apparaît aussi des variations d'ordre spécifique (Blastocinèse propre à *Periplaneta americana*, par exemple). En outre, les paramètres descriptifs utilisés par les divers auteurs sont souvent dissemblables. Aussi, il n'a pas toujours été possible d'établir des correspondances entre les stades embryonnaires des espèces considérées ; nous nous sommes en définitive limités aux étapes les plus importantes du développement.

Tableau 7

Equivalences des principales étapes du développement embryonnaire chez les *Blattes Leucophaea maderae*, *Blabera craniifer* et *Periplaneta americana*.

Description sommaire des stades	<i>Leucophaea-</i> <i>maderae</i>	<i>Blabera</i> <i>craniifer</i> (Bulrière)	<i>Periplaneta</i> <i>americana</i> (Lenoir-Rousseaux et Lender)
Apparition du repli amniotique postérieur	1	2	2
Mise en place de la bandelette embryonnaire	2,3	3	3,4,5
Apparition des ébauches des antennes et du stomodeum	4,5	4	6
Individualisation des segments gnathaux et thoraciques ; ébauches des plaques optiques	6	6	8
Ségrégation des premiers segments abdominaux ; ébauches des appendices thoraciques	7	6,7	8,9
Ségrégation de 5 à 6 segments abdominaux ; ébauche proctodéale ; reploiement de l'extrémité abdominale	8,9,10	8,9	11,12,13
Metamérisation abdominale complète	14	9	14
Ebauches des cerques ; appendices thoraciques à quatre articles	15,16	12	15,16
Extrémité abdominale entièrement dépliée ; embryon rectiligne	18	14	—
Fermeture dorsale des derniers segments abdominaux	18,19	15	18
Fermeture dorsale complète ; mue embryonnaire	22	17	25
Début de pigmentation des yeux	23	18	25
Pigmentation complète des yeux	26	22	25
Aplatissement dorso-ventral de l'embryon	29,30		31
Emergence des larves néonates	larve néonate	stade de l'éclosion	32

FIGURE 3

1 . - Stade du repli amniotique.

LP = Ebauches des lobes protocéphaliques ;

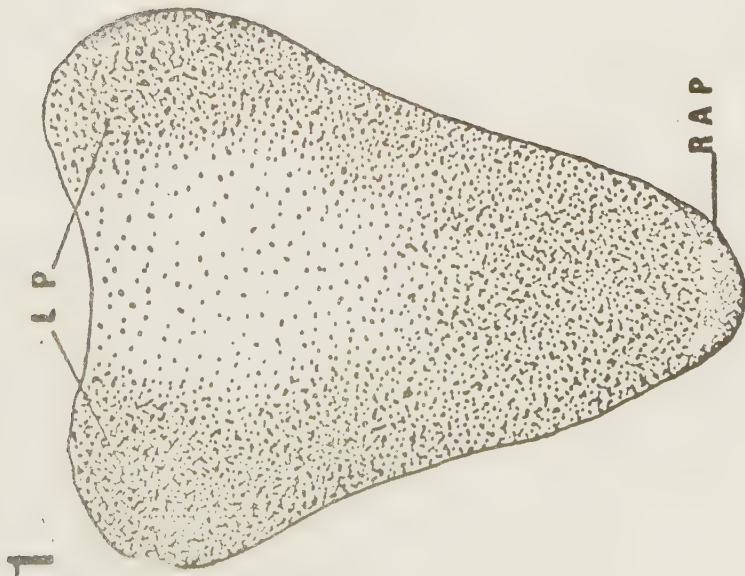
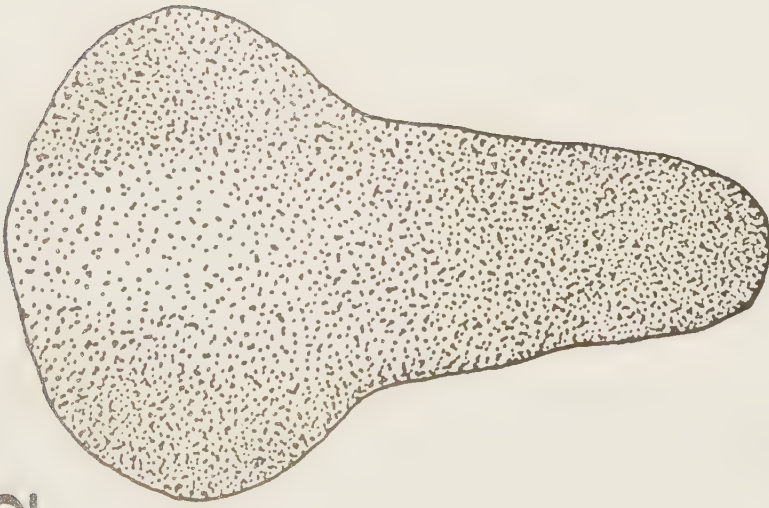
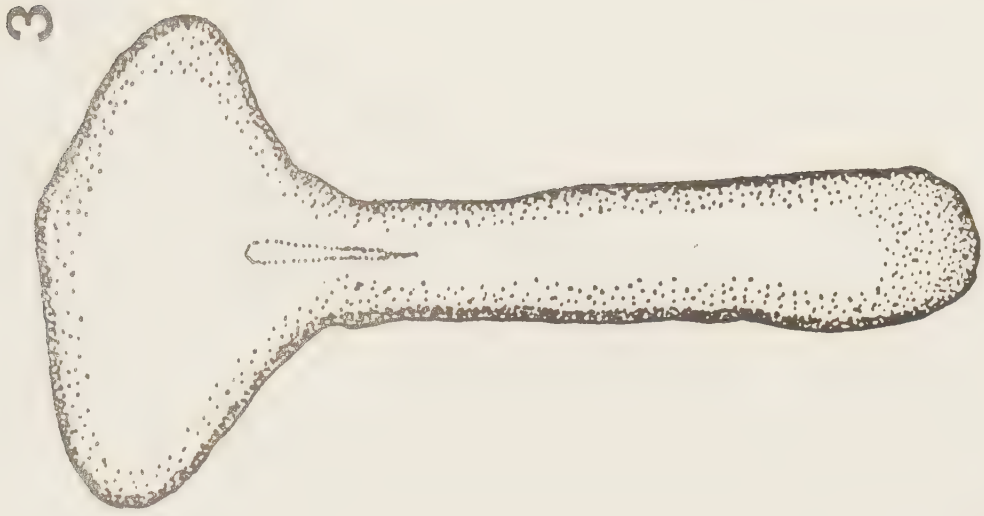
RAP = Repli amniotique postérieur.

2 . - Ebauche cordiforme étirée.

3 . - Bandelette germinative.

Les numéros des figures correspondent à ceux des stades.

Fig. 3



0,5 mm

FIGURE 4

1 . . . Segmentation céphalique.

TA = Territoire antennaire ; Cs = Champ stomodéal.

. . . Segmentation céphalique complète.

SG = Ebauches des segments gnathaux.

- . . Segmentation thoracique.

PO = Ebauche des plaques optiques ; S = Stonodeum ;

A = Antenne ; SM 1 = Segment mandibulaire ;

SM 2 = Segment maxillaire ; SL = Segment labial ;

1, 2, 3 = Segments thoraciques.

6



5



4



- Ebauches des appendices thoraciques.

La = Labre ; MD = Mandibule ; Mx1 = Maxille ;

Mx2 = Labium ; P1 = Patte thoracique 1 ;

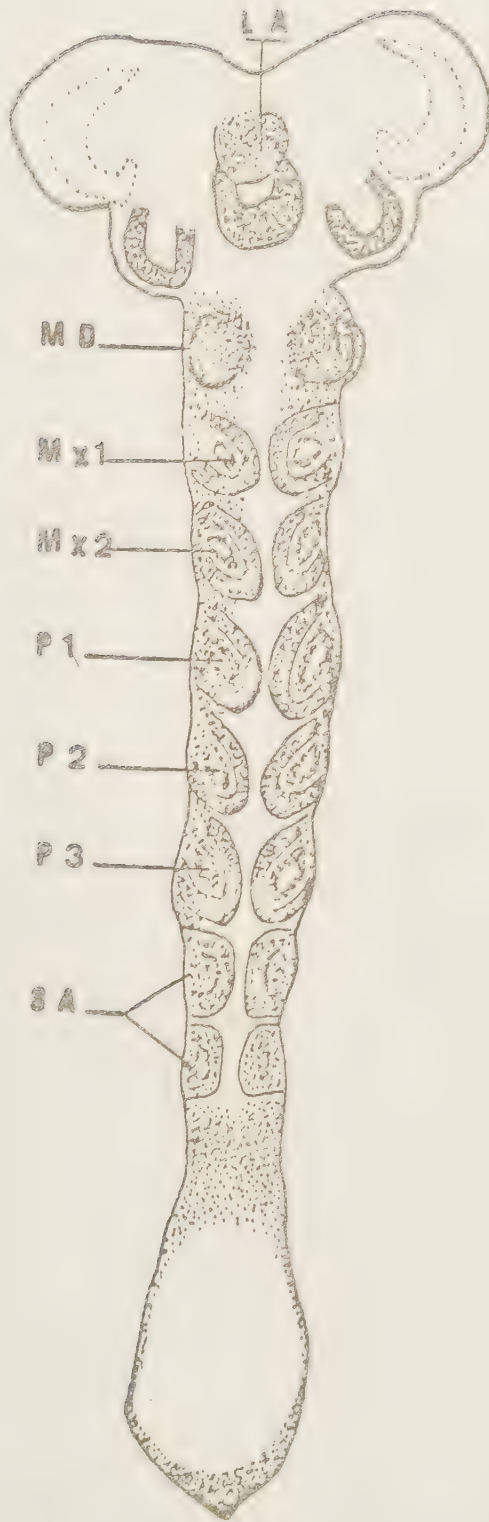
P2 = Patte thoracique 2 ; P3 = Patte thoracique 3 ;

3A = Segments abdominaux.

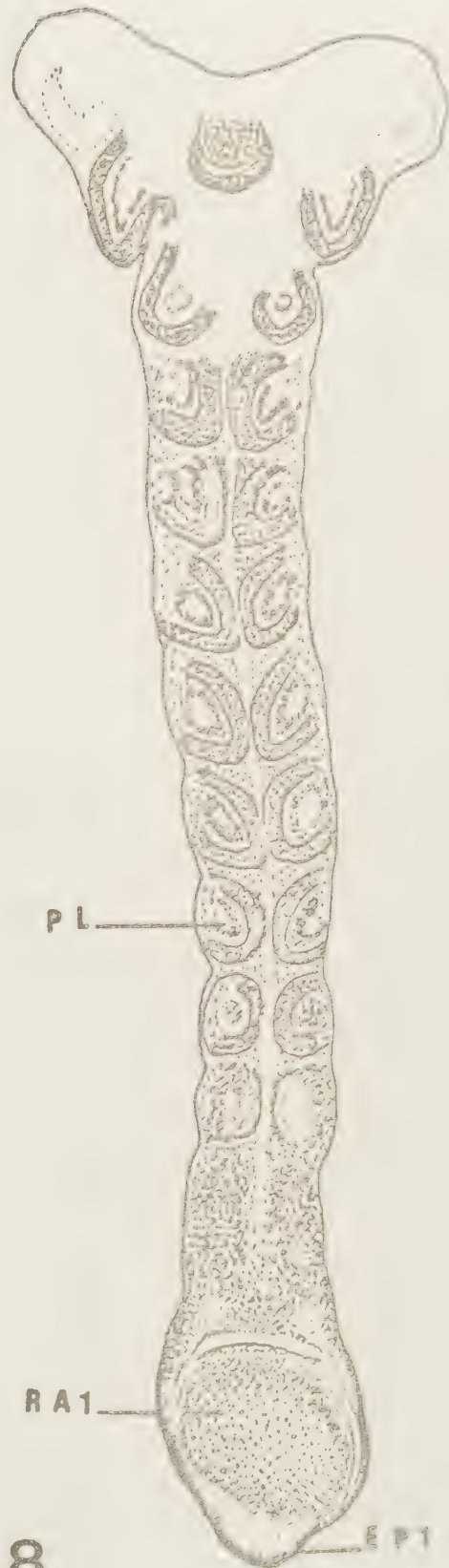
= Début de la formation du repli abdominal.

PL = Pleuropode ; RA 1 = Repli de l'extrémité
abdominale ; EP 1 = Ebauche Proctodéal (début).

Figure 5



7

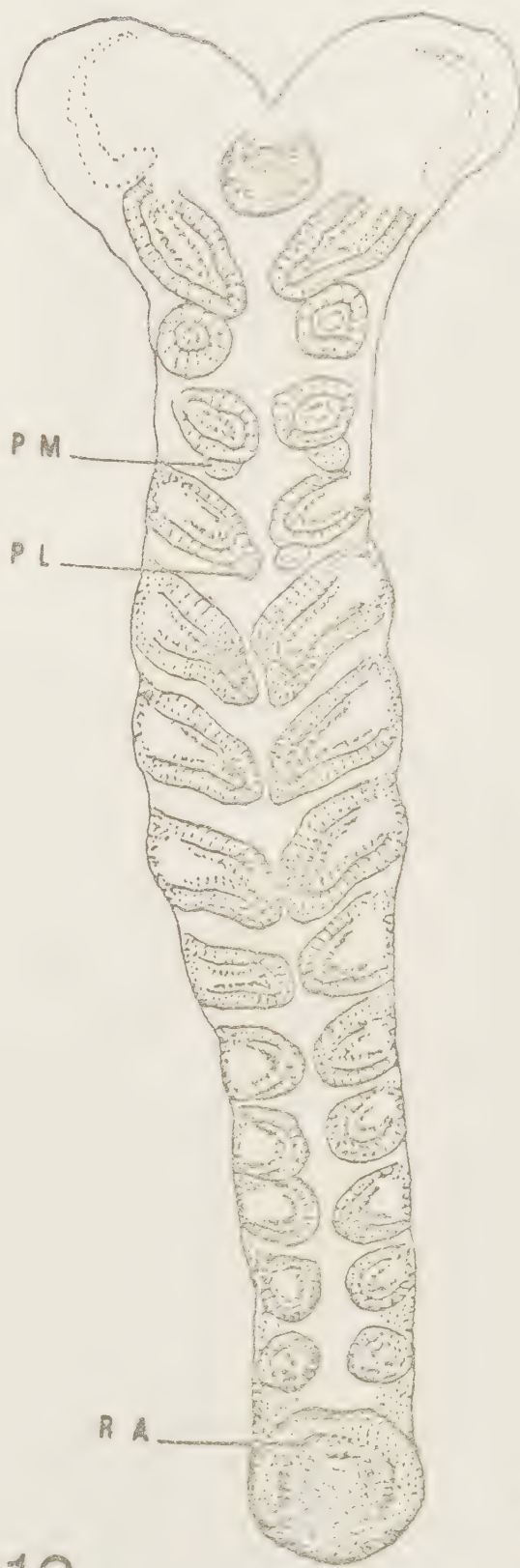


8

10. - Formation de l'ébauche proctodéale.
EP = Ebauche proctodéale.
11. - Ebauches des palpes maxillaires et labiaux.
PM = Ebauche du palpe maxillaire ;
PL = Ebauche du palpe labial ;
RA = Repli abdominal effectué.
14. - Début de formation de la gouttière abdominale.
GP 1 = Gouttière proctodéale.



9



10



11

- Juxtaposition très marquée des appendices thoraciques dans le plan sagittal.

Formation de la gouttière proctodéale.

GP = Gouttière proctodéale.

Apparition des filaments pleuropodiaux.

FL = Filament pleuropodial.

12

Figure 7

13

14

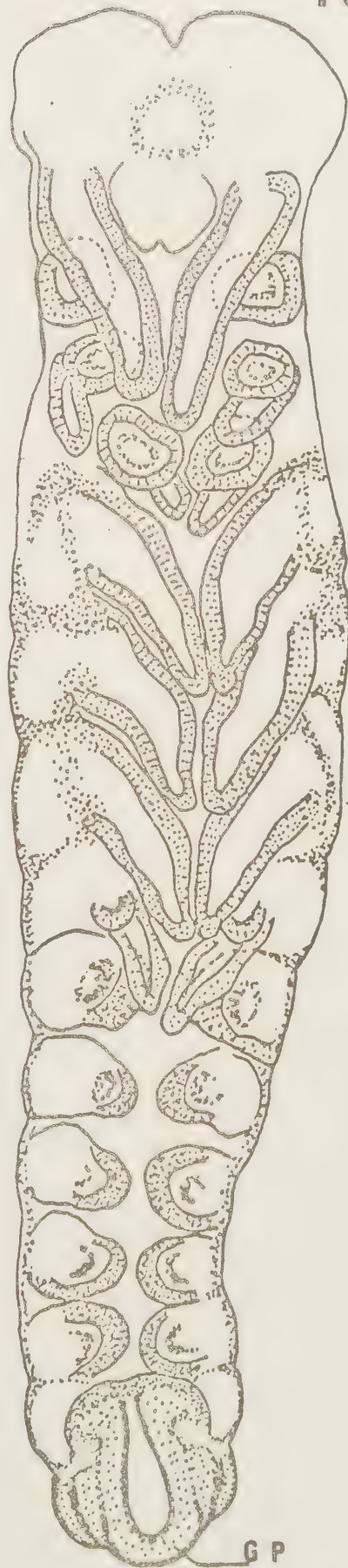


FIGURE 8

15. - Formation des ébauches des cerques.

1,2 = Ebauches des cerques.

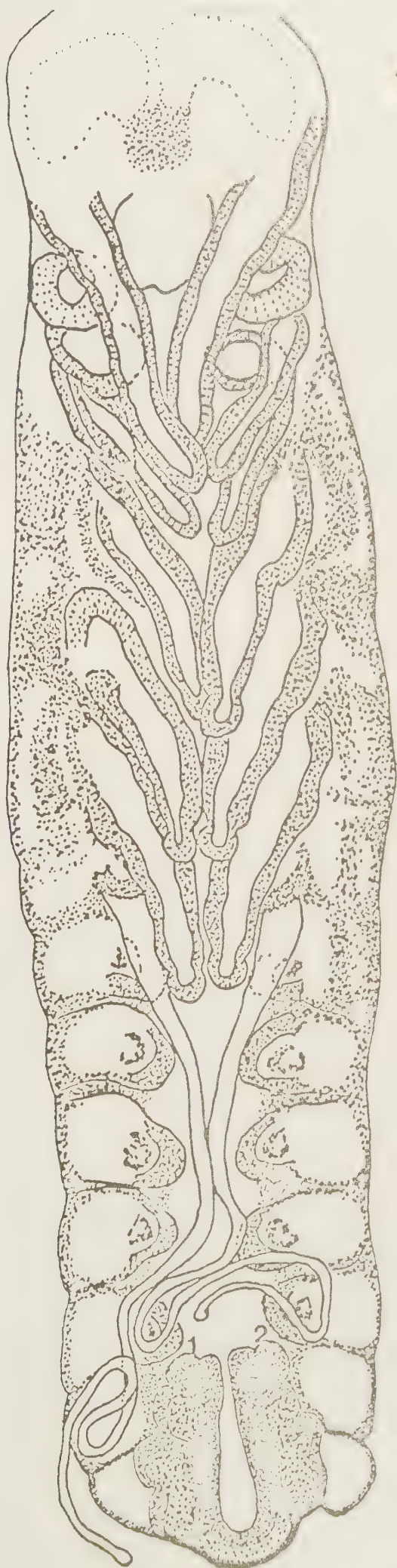


FIGURE 9

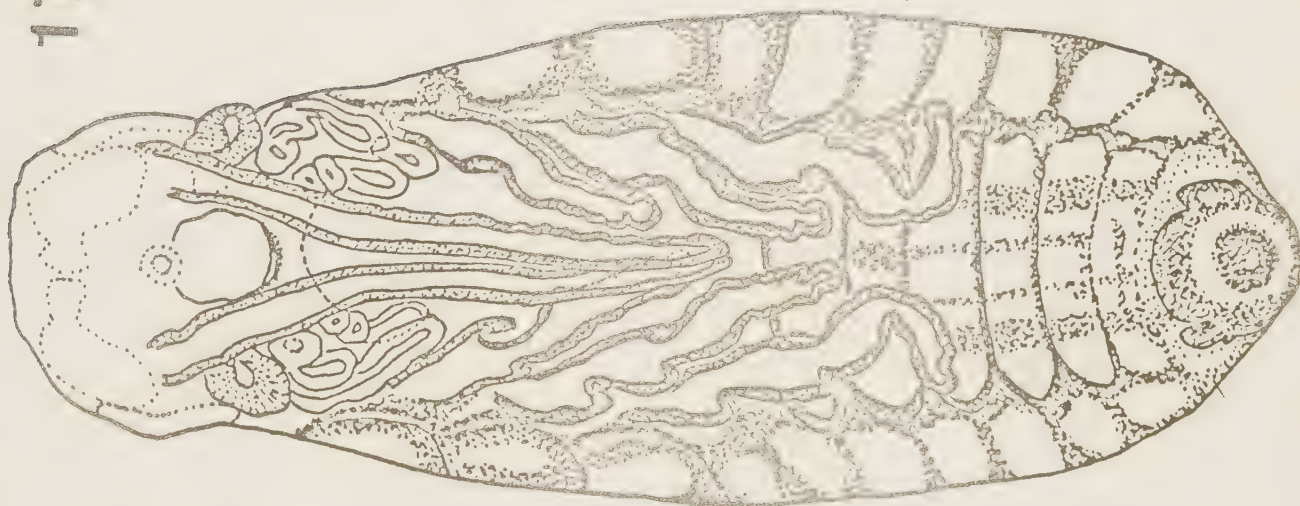
- ... Formation des stigmates abdominaux et individualisation des cerques.
- ... Déploiement de l'extrémité abdominale.
- ... Embryon rectiligne (extrémité abdominale entièrement dépliée).

Figure 9

18



17



16



1 m m

— 10 —

Chambre de l'extrémité de l'abdomen.

— 11 —

— 12 —

Figure 10

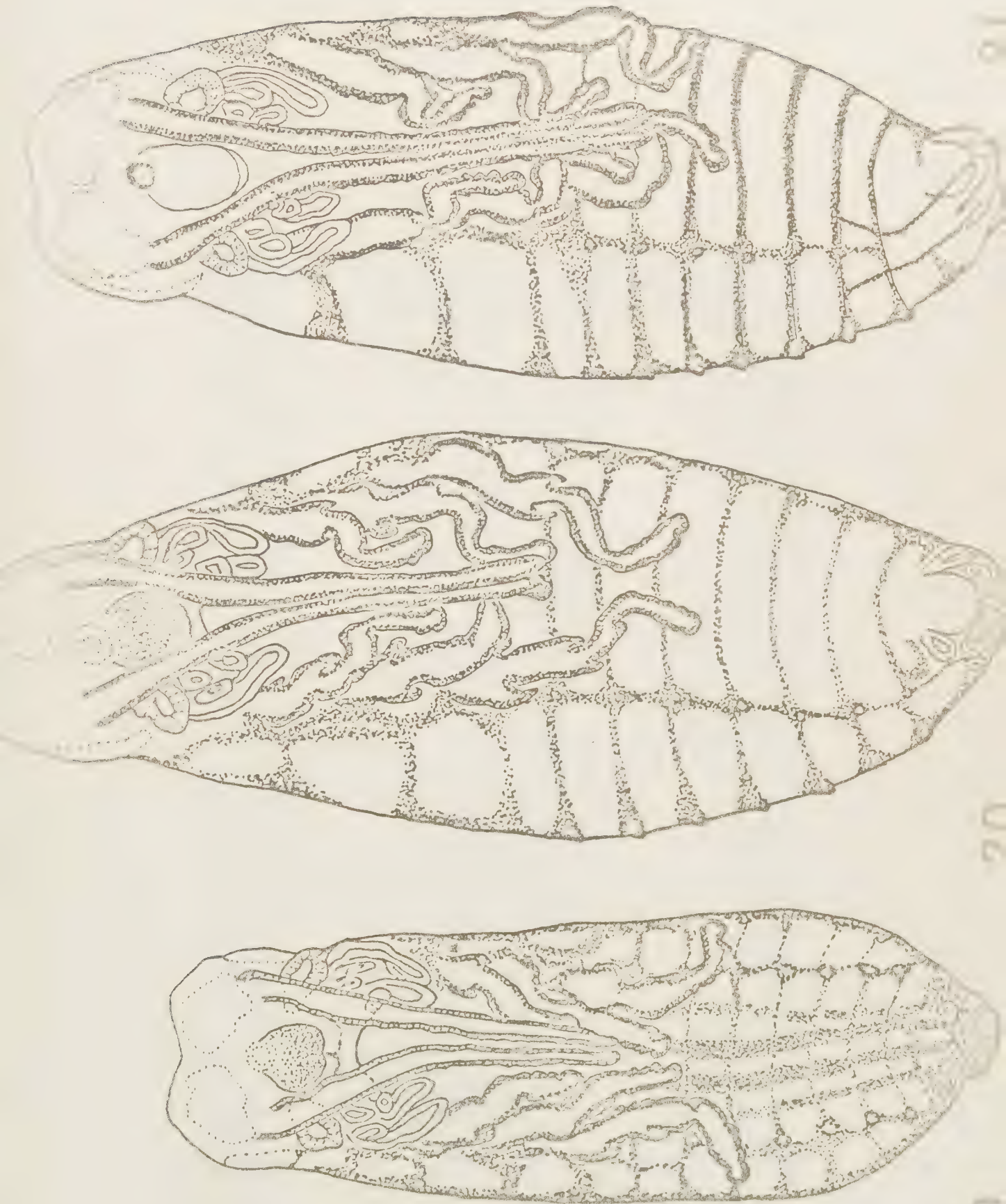


PLANCHE 3

- 22. - Les yeux sont incolores.
- 23. - Les yeux sont légèrement pigmentés.
- 24. - Pigmentation plus marquée des yeux.
- 25. - Pigmentation presque complète des yeux.
- 26. - Pigmentation complète des yeux.
- 27. - Pigmentation des mandibules.

P. andrea

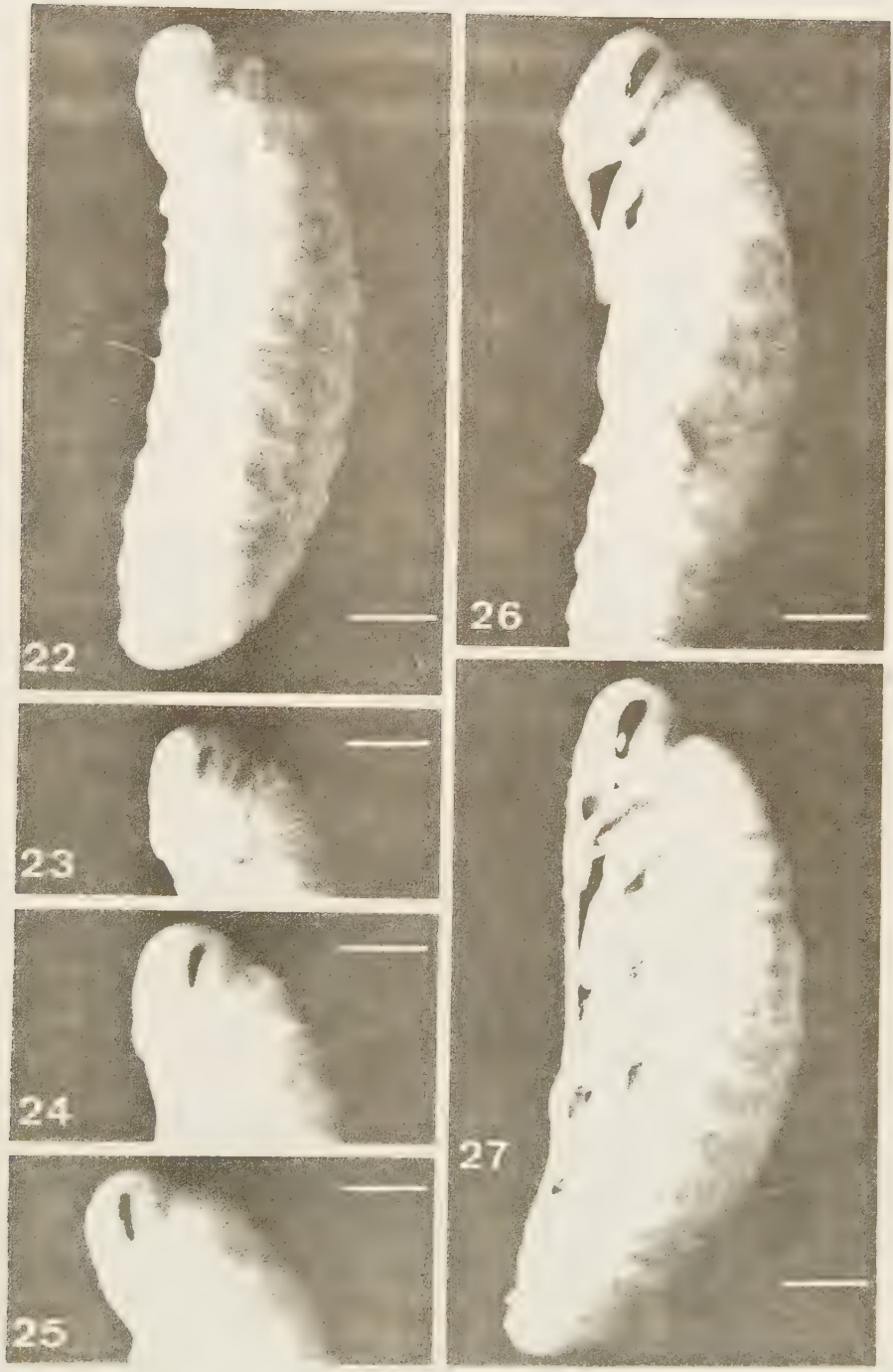


PLANCHE 4

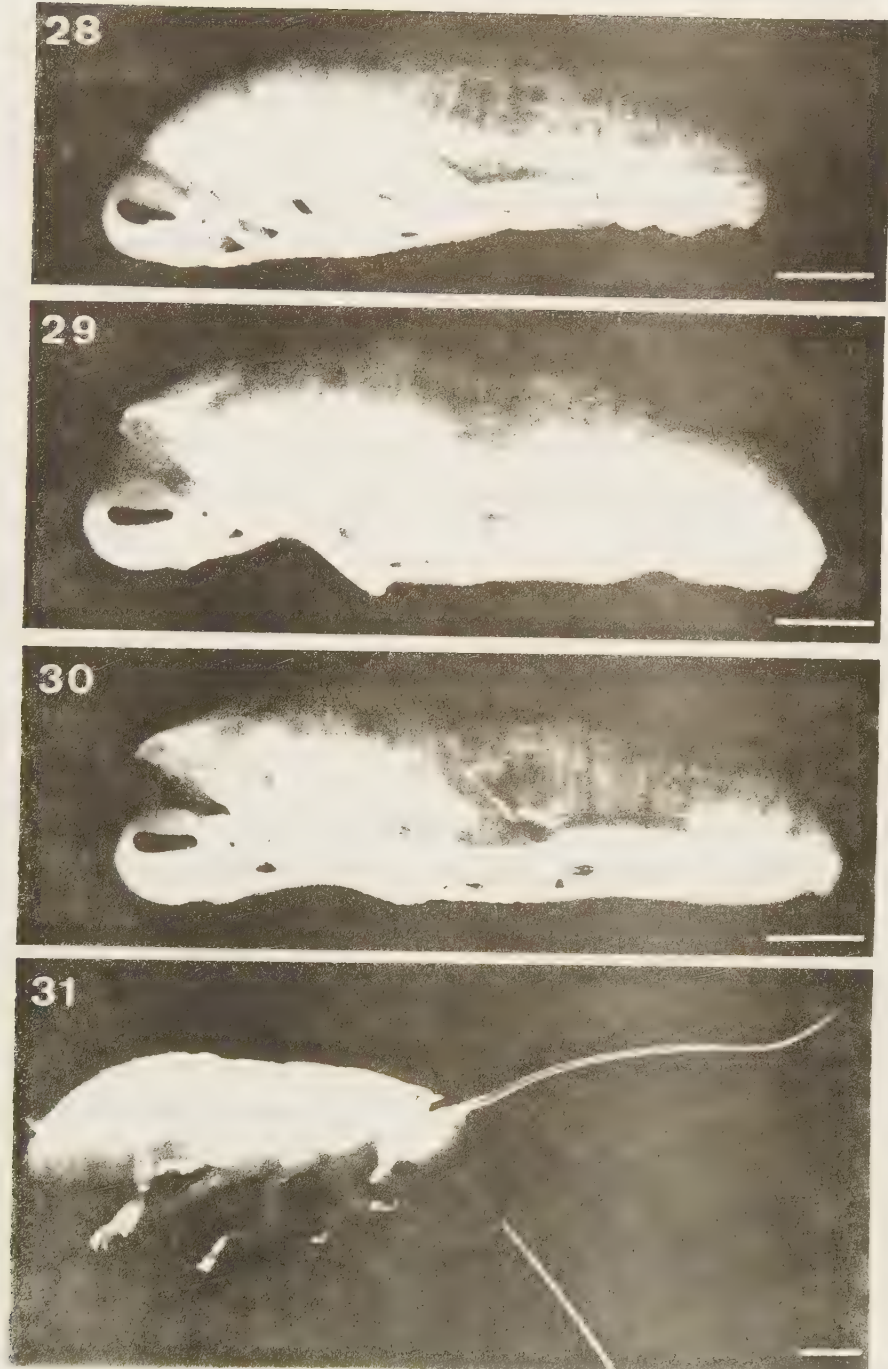
28. - Pigmentation des épines, des chètes et des griffes.

29. - Début de l'aplatissement dorso-ventral.

30. - Pronotum très développé.

31. - Larve néonate.

Figure 4



IV. Conclusion.

Le développement embryonnaire de *Leucophaea maderae* est dans ses grandes lignes conforme à celui de *Blabera craniifer* (BULLIERE, 1969) et *Periplaneta americana* (LENOIR-ROUSSEAU et LENDER, 1970), toutefois cette dernière espèce se distingue surtout des deux autres par sa blastocinèse. Il appelle un certain nombre de remarques :

1. La période embryonnaire comprend deux grandes étapes (stades 1 à 22 et 23 à 30) de durée approximativement égales, séparées par la mue embryonnaire (stade 22).

Durant la première période, l'embryon acquiert les principaux caractères morphologiques externes et ces caractères ne subissent que peu de changement au cours de la deuxième étape qui conduit à l'éclosion. Cette deuxième étape dont la durée est au moins égale à celle de la précédente ne se réduirait pas seulement à une simple étape de 'maturation' embryonnaire (pigmentation des yeux et des appendices, etc...) mais correspond aussi à une période au cours de laquelle l'embryogenèse se poursuit (différenciation du mesenteron et des gonades par exemple).

2. La période au cours de laquelle a lieu la formation de la bandelette germinative (stades 1 à 3) est relativement très brève, sa durée ne dépassant guère 48 heures.

3. Le phénomène de la fermeture dorsale s'effectue dans un laps de temps relativement court, inférieur dans tous les cas à une semaine (stades 18 à 22).

4. Des trois espèces de Blattes dont le développement embryonnaire a été étudié, seule *Periplaneta americana* présente le phénomène de la blastocinèse. Son absence chez *Blabera craniifer* et *Leucophaea maderae* pourrait être en rapport avec l'ovoviviparité.

V. Résumé.

Le développement embryonnaire de *Leucophaea maderae* Fabr., espèce ovovivipare, a une durée sensiblement égale à deux mois. Il comporte 30 stades qui sont décrits d'après des critères de morphologie externe. Ces stades sont répartis en cinq grandes étapes : formation de la bandelette embryonnaire (stades 1 à 4), métamérisation de la région céphalique, gnathale et thoracique (stades 4 à 6), métamérisation abdominale et reploiement de l'extrémité de l'abdomen (stades 7 à 16), déploiement de l'extrémité de l'abdomen et fermeture dorsale (stades 17 à 22), pigmentation progressive des yeux et des appendices (stades 23 à 30). Les principales étapes du développement embryonnaire de *Leucophaea maderae* sont comparées à celles de *Blabera craniifer* Burm. et *Periplaneta americana* (L.).

B. CROISSANCE PONDERALE.

Les seules données concernant la croissance pondérale de *Leucophaea maderae* sont es à ROTH et WILLIS (1955, tableau 8). Nous avons complété ces données avec un nombre plus important d'embryons (tableaux 9 et 10) déterminés d'après la table de développement que nous avons établie. Le nombre moyen d'embryons par oothèque est 25. Le poids frais des embryons augmente durant le développement : la droite de figure 12 a une pente de 0,55 ce qui donne un taux de croissance de l'ordre de 0,55%.

TABLEAU 8

Croissance pondérale (d'après ROTH et WILLIS).

Age(en jours)	Longueur de l'oeuf (en mm)	Poids par oeuf (en mg)	Poids de la matière sèche par oeuf (en mg)	Quantité d'eau par oeuf (en mg)
0	4,80	7,661	4,818	2,843
18	5,24	8,885	4,279	4,606
28	7,25	12,738	4,462	8,276
41	7,35	15,689	4,353	11,336

TABLEAU 9

Nombre d'embryons par oothèque

Nombre d'embryons par oothèque	Nombre d'oothèques observées	Pourcentage
6	1	0,24
7	2	0,47
8	0	0
9	1	0,24
10	2	0,47
11	2	0,47
12	4	0,95
13	6	1,42
14	4	0,95
15	4	0,95
16	10	2,36
17	6	1,42
18	5	1,18
19	3	0,71
20	8	1,89
21	7	1,66
22	3	0,71
23	10	2,36
24	11	2,60
25	7	1,66

Nombre d'embryons par oothèque	Nombre d'oothèques observées	Pourcentage
26	11	2,60
27	9	2,13
28	25	5,91
29	15	3,55
30	17	4,02
31	11	2,60
32	24	5,67
33	17	4,02
34	21	4,97
35	21	4,97
36	28	6,62
37	21	4,97
38	23	5,44
39	20	4,73
40	29	6,86
41	21	4,97
42	8	1,89
43	3	0,71
44	2	0,47
45	1	0,24

Figure 11.

Nombre d'embryons par oothèque.

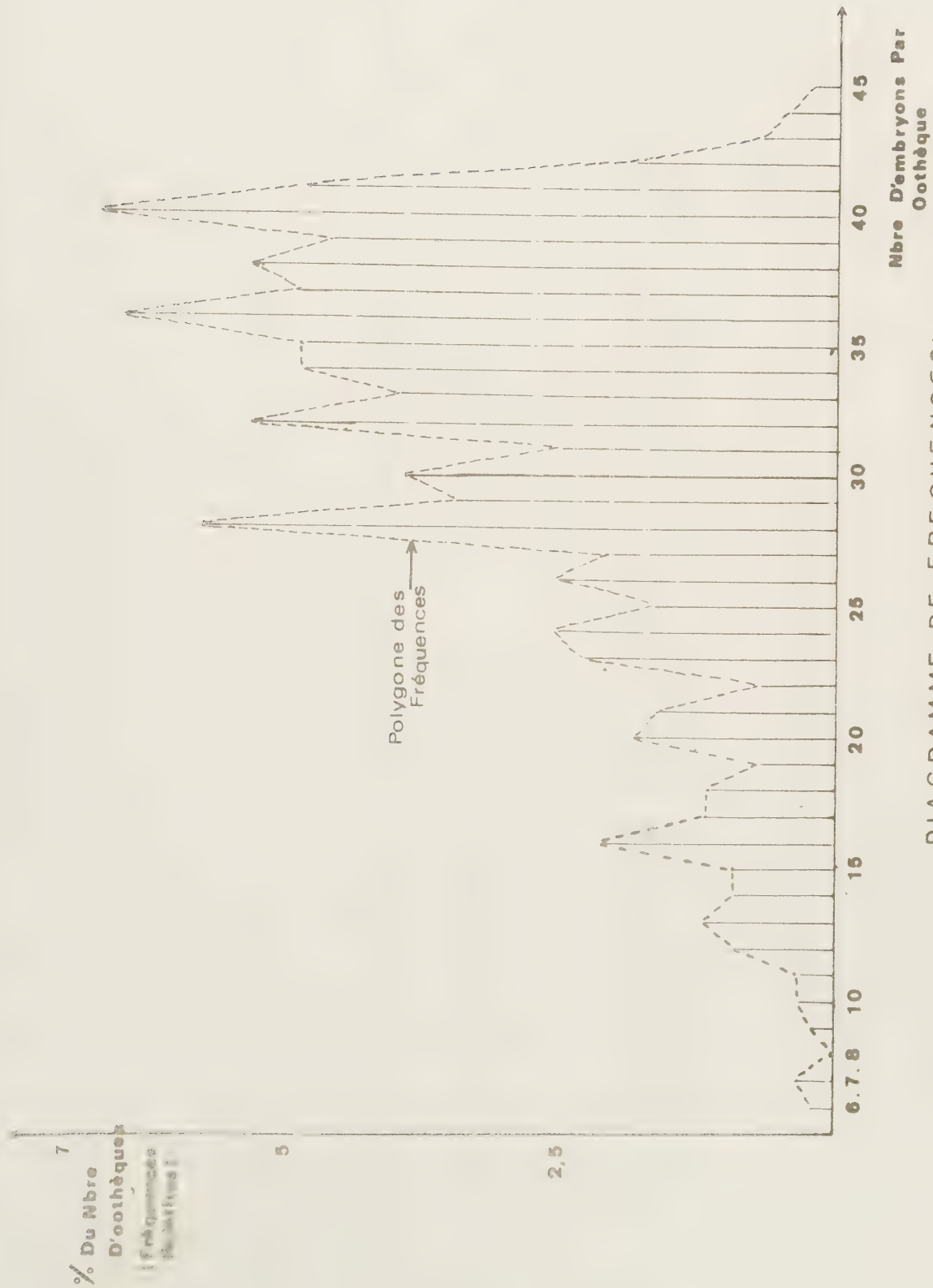


DIAGRAMME DE FREQUENCES

(diagramme en bâtons)

TABLEAU 10

Poids des embryons en fonction du stade de développement

Stade de développement.	Nombre d'embryons	Poids total des embryons (en g)	Poids frais par embryon (en mg)
1 à 5	1600	11,483	7,2
6	29	0,214	7,4
8	14	0,102	7,3
10	30	0,239	8,0
11	48	0,386	8,0
12	313	2,259	7,0
13	112	0,863	7,7
14	277	2,555	9,2
15	420	3,850	9,2
16	718	7,993	11,2
17	261	3,123	12,0
18	152	2,297	15,1
19	502	5,740	11,4
20	257	3,430	13,3
21	232	3,244	14,0
22	906	12,509	14,0
23	1320	19,296	14,6
24	1553	23,958	15,4
25	1042	16,343	15,7
26	1165	18,755	16,1
27	415	7,132	17,2
28	953	16,582	17,4
29	788	13,428	17,0
30	743	12,568	16,9
larves néonates	231	4,518	19,5

Figure 12.

Poids des embryons en fonction du stade de développement.



CHAPITRE 4. Organogenèse.

A. Développement des trachées, des oenocytes, du système nerveux et des gonades.

I. Introduction.

L'embryogenèse des Insectes a fait l'objet de nombreux travaux descriptifs et expérimentaux depuis les premiers travaux de WEISMANN (1863), METSCHNIKOFF (1866), BALBIANI (1882), WHEELER (1893), HEYMONS (1895) et HEGNER (1909) jusqu'à ceux plus récents de GEIGY (1931), NELSEN (1934), ROONWAL (1937), HAGAN (1951), COUNCE (1961), BRIEN (1965), ECHARD (1968) et CAVALLIN (1968, 1970 et 1973).

La description des stades de développement faite auparavant nous a permis d'entreprendre l'étude du développement d'un certain nombre d'organes. C'est ainsi que nous étions amenés à nous intéresser à l'étude de l'organogenèse des trachées et de leur entrée en fonction (par l'étude de la consommation d'oxygène au cours du développement de l'embryon), à la formation progressive du système nerveux et autres organes s'y rattachant, à l'origine possible des oenocytes et à la mise en place et à la différenciation des gonades.

II. Techniques.

Les embryons sont fixés aux liquides de BOUIN ou de HUTNER après détermination de leur stade à l'aide de la table de développement. après inclusion à la paraffine, des coupes sériées de 5 à 7 microns d'épaisseur sont faites soit transversalement, soit longitudinalement. Les colorations utilisées sont essentiellement l'hématoxyline de GROAT et l'éosine aqueuse ainsi que le bleu alcian.

Les colorations in toto d'embryons ont été pratiquées par une technique au violet de gentiane :

1. Fixateurs : BOUIN, BOUIN alcoolique ou liquide de HUTNER ;
2. Lavage à l'alcool 70° (quelques minutes à quelques heures suivant la nature du fixateur) ;
3. Passage de quelques minutes dans l'eau distillée ;
4. Coloration par une solution aqueuse à 1% de violet de gentiane (quelques minutes) ;
5. Passage dans l'eau distillée ;

6. Différenciation sous binoculaire dans l'alcool chlorydrique (3 gouttes d'acide pur dans 100ml d'alcool absolu) ;
7. Passage dans l'alcool absolu ;
8. Eclaircir à l'aide du terpinéol alcoolique (sous binoculaire) ;
9. Passage rapide dans le terpinéol ;
10. Toluène et montage dans une résine neutre (Eukitt).

III. Observations (Planches 5 à 8).

1. Développement de l'appareil trachéen.

Le développement des trachées est amorcé par l'apparition des stigmates à partir du stade 15. Pour les stades antérieurs la respiration embryonnaire se fait par diffusion comme cela a été décrit chez les embryons d'*Invertébrés* (NEEDHAM, 1950). Les stigmates, au nombre de deux par segments, proviennent de deux invaginations latéro-ventrales. Celles-ci donnent ensuite naissance à des troncs trachéens qui se ramifient pour donner les trachées. Chez *Leucophaea maderae*, les trachées gardent une structure peu différenciée jusqu'au stade 26. A partir de ce stade elles se différencient progressivement pour annoncer au stade 23 la structure trachéale des larves nouveau-nées.

2. Oenocytes.

Les premiers oenocytes apparaissent au stade 17 et deviennent bien reconnaissables aux stades 18 et 19. Chaque oenocyte apparait formé d'un gros noyau plus ou moins arrondi avec chromatine granuleuse et périphérique, la partie centrale du noyau apparaissant claire, et d'un cytoplasme très dense. Ces cellules sont très étroitement associées aux cellules ectodermiques qu'elles compriment par leur grande taille. Elles sont localisées dans l'hypoderme latéral. A partir du stade 26, il semble que les oenocytes quittent progressivement la région hypodermique où ils se différencient, pour venir se localiser dans le tissu adipeux. C'est ainsi qu'au stade 28, l'hypoderme apparait dépourvu de cette catégorie de cellules qui se trouvent alors situées au sein du corps gras.

3. Système nerveux.

La première manifestation du système nerveux a lieu au stade 11. Il apparait, en effet, des alignements de cellules qui se détachent de l'ectoderme ventral : ce sont des neuroblastes. Au stade 16 le système est ébauché et on peut reconnaître l'existence de cellules nerveuses entourant un tissu fibreux. Au stade 18 les ganglions cérébroïdes et la chaîne nerveuse ventrale sont bien formés. On y reconnaît notamment les trois paires de ganglions gnathaux (future massé

sous-oesophagienne), les trois paires de ganglions thoraciques et dix paires de ganglions abdominaux. Au stade 23 la chaîne nerveuse ventrale acquiert sa configuration définitive avec la masse sous-oesophagienne, les trois ganglions thoraciques et les six ganglions abdominaux.

En ce qui concerne l'existence de neurosécrétion, nos observations n'ont pas pu les mettre en évidence, que ce soit au niveau du cerveau, des corpora cardiaca ou de la chaîne nerveuse ventrale.

4. Gonades.

Ce n'est qu'assez tardivement (stades 21 et 22) que nous avons pu voir les premières manifestations des gonades ; celles-ci présentent un état indifférencié et sont enveloppées par du tissu adipeux. A partir du stade 23 la gonade indifférenciée évolue progressivement vers l'un ou l'autre sexe. Dès le stade 24, des alignements préfigurant les ovarioles se mettent en place et les premiers ovocytes apparaissent au stade 25. A ce stade, la différenciation vers le sexe mâle se traduit par la formation de massifs cellulaires représentant les tubes séminifères. Les ovarioles apparaissent bien constitués au stade 26 ; il en est de même des follicules testiculaires. Chaque ovariole comprend des cellules conjonctives qui donneront le futur filament terminal, un germarium et un vitellarium. Les différents ovarioles convergent vers le calice ovarien. Ce dernier est constitué d'un épithélium à noyaux ovalaires, délimitant une lumière. Au dernier stade embryonnaire, les ovocytes sont jeunes et leur épithélium folliculaire comprend en section transversale 2 à 3 cellules à noyaux très aplatis.

IV. Discussion - Conclusions.

1. Appareil trachéen.

Sa mise en place et son fonctionnement seront discutés dans le paragraphe B.

2. Oenocytes.

Cette catégorie de cellules a été observée chez les embryons de Forficula (HEYMONS, 1995), Locusta migratoria (ROONWAL, 1937), Diplopteradystiscoïdes (HAGAN, 1951) et Blabera craniifer (BULLIERE, 1969). L'origine des oenocytes semble bien établie ; nos observations chez Leucophaea maderae sont conformes à celles de HAGAN (1951). Selon cet auteur les oenocytes chez Diploptera proviennent de l'hypoderme ; leur croissance entraînant la rupture de la membrane basale, ces cellules se détachent alors de l'hypoderme pour venir se loger près du tissu adipeux. Quant à leur fonction exacte, elle n'est pas encore bien élucidée.

PLANCHE 5

Organogenèse chez *Leucophaea maderae*

1. - Gonades indifférenciées (flèches) du stade 22. Grossissement x 10. (Coloration Groat-éosine).
2. - Gonade indifférenciée du stade 22. Grossissement x 25. G = gonade ; P = plaquettes vitellines ; (flèche) = oenocytes. (Coloration Groat-éosine).
3. - Même préparation. Grossissement x 40. TA = tissu adipeux ; P = plaquettes vitellines. (Coloration Groat-éosine).
4. - Testicule du stade 23. Grossissement x 25. TA = tissu adipeux ; TS = tube séminifère. (Coloration Groat-éosine).

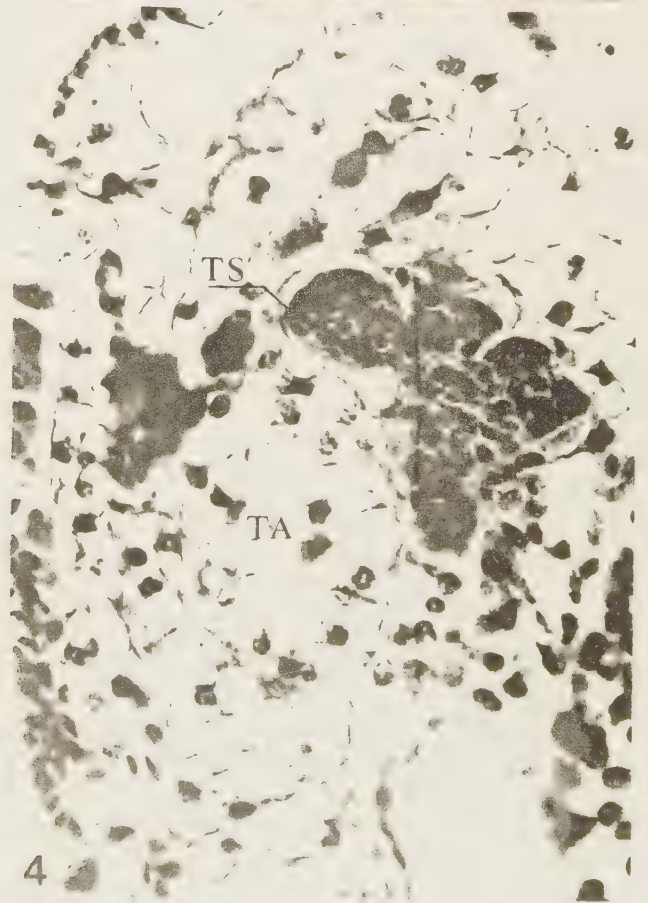
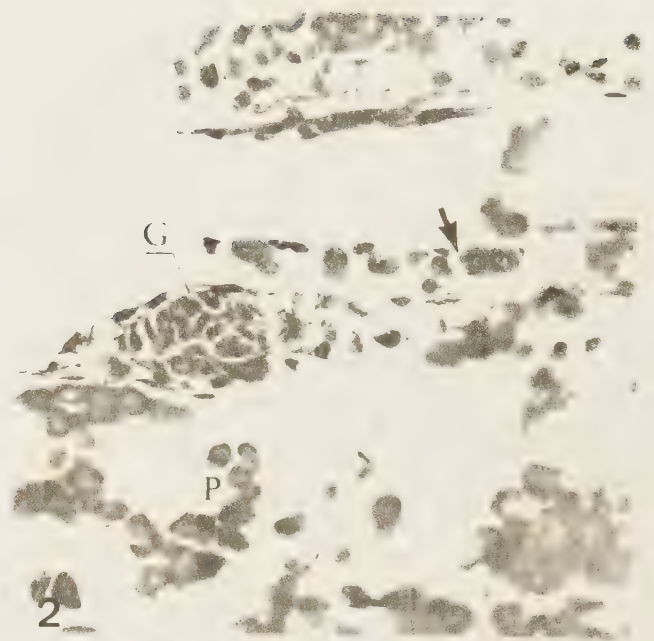


PLANCHE 6

Organogenèse chez *Leucophaea maderae* (suite)

5. - Testicule du stade 24. Grossissement x 40. TA = tissu adipeux ;
TS = tube séminifère. (Coloration Groat-éosine).
6. - Testicule du stade 26. Grossissement x 25. TA = tissu adipeux ;
TS = tubes séminifères ; T = trachée ; (flèche) = oenocytes.
(Coloration Groat-éosine).
7. - Ovaire du stade 24. Grossissement x 25. TA = tissu adipeux ;
CO = calice ovarien ; OV = ébauche des ovarioles. (Coloration
Groat-éosine).
8. - Ovaire du stade 28. Grossissement x 40. Ft = ébauche du filament
terminal ; OV = ovarioles ; CO = calice ovarien. (Coloration
Groat-éosine).

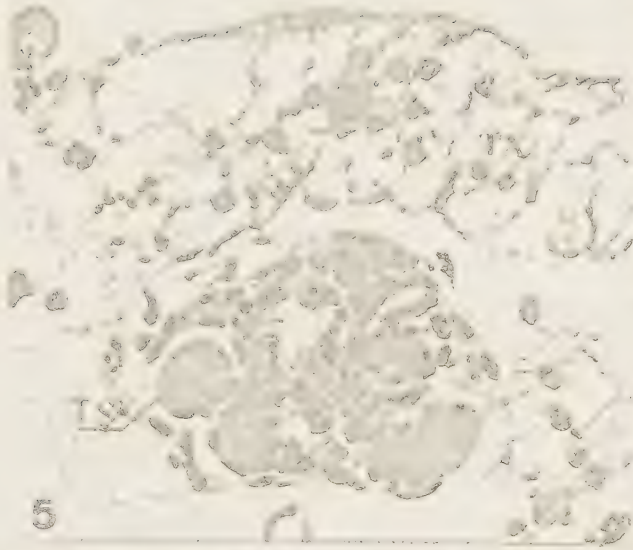
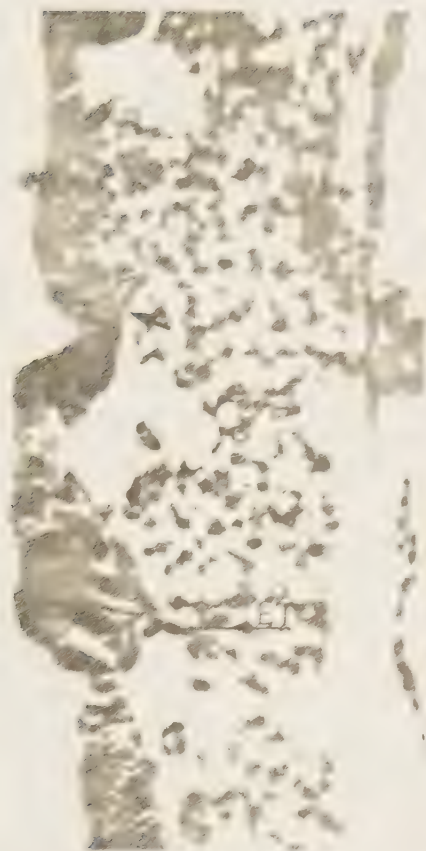


TABLE 1

Geographical location of the study area

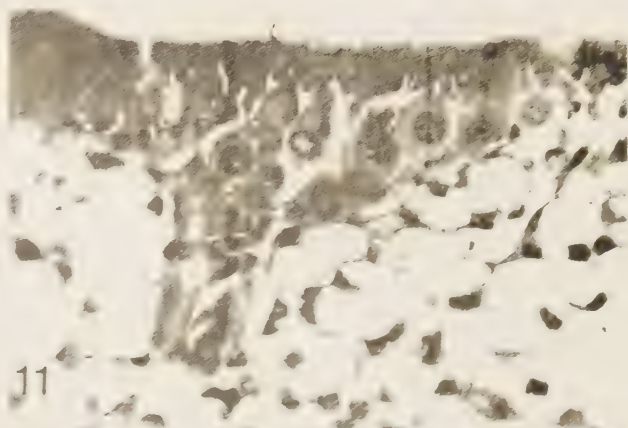
1. - Study area:
2. - Study area:
3. - Study area:
4. - Study area:
5. - Study area:



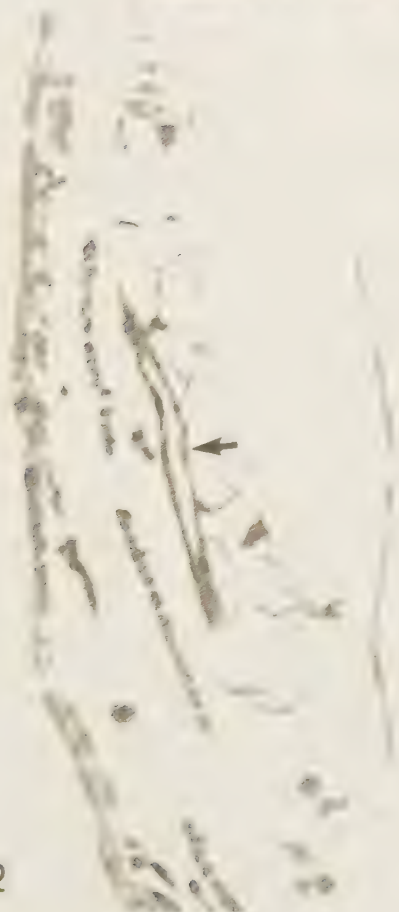
9



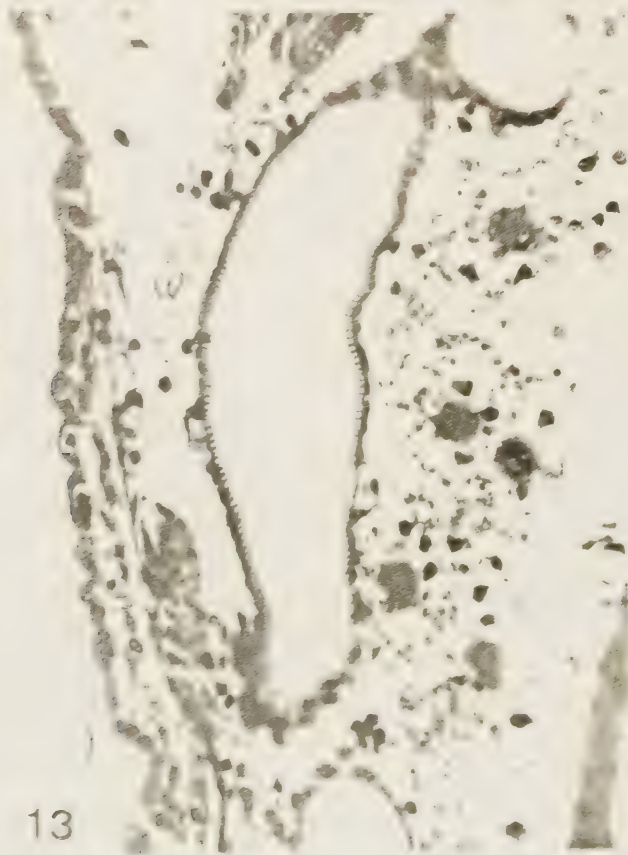
10



11



12

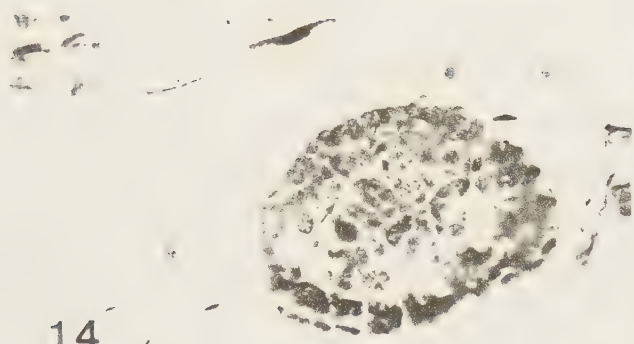


13

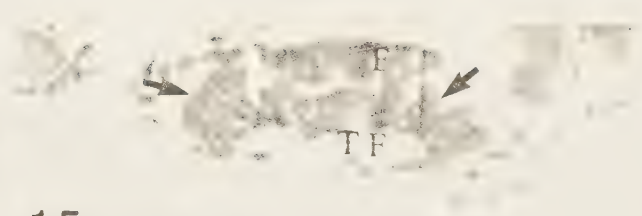
PLANCHE 8

Organogenèse chez *Leucophaea maderae* (suite)

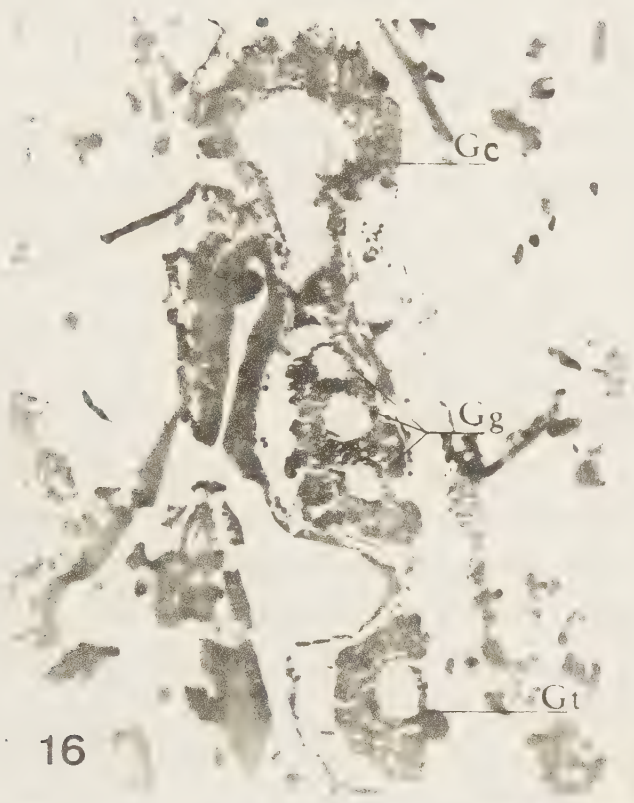
14. - Cerveau du stade 13. Grossissement x 25. (flèches) = neuroblastes. (Coloration Groat-éosine).
15. - Ganglion prothoracique du stade 16. Grossissement x 25.
E = ectoderme ; TF = tissu fibreux ; (flèches) = colonnes de neuroblastes. (Coloration bleu alcian).
16. - Système nerveux du stade 18. Grossissement x 10. Gc = ganglions cérébroïdes ; Gg = ganglions gnathaux ; Gt = ganglion prothoracique. (Coloration Groat-éosine).
17. - Cerveau du stade 19. Grossissement x 25. (Coloration bleu alcian).
18. - Chaîne nerveuse ventrale du stade 20. Grossissement x 10.
Ga = ganglions abdominaux ; P = proctodeum ; Ms = mésoderme splanchnique. (Coloration bleu alcian).
19. - Cerveau du stade 29. (La pars est tournée vers la gauche).
Grossissement x 10. (Coloration bleu alcian).



14



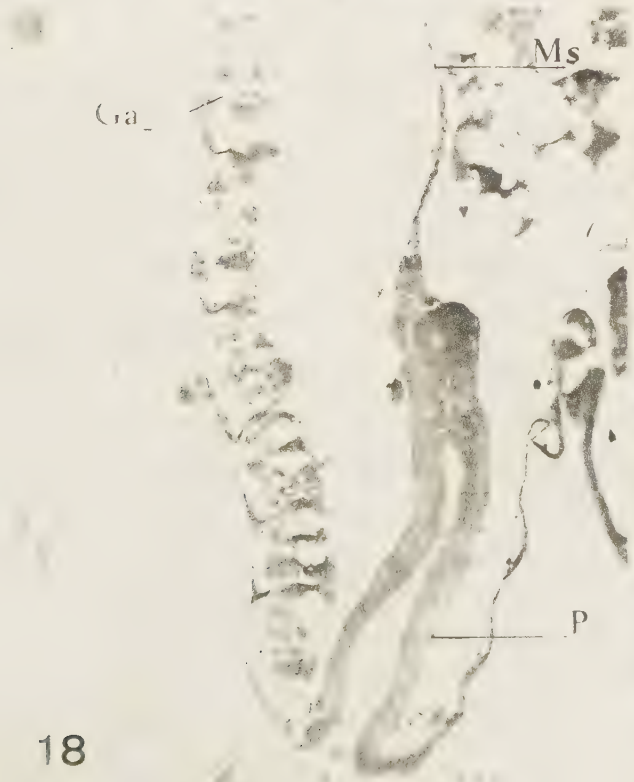
15



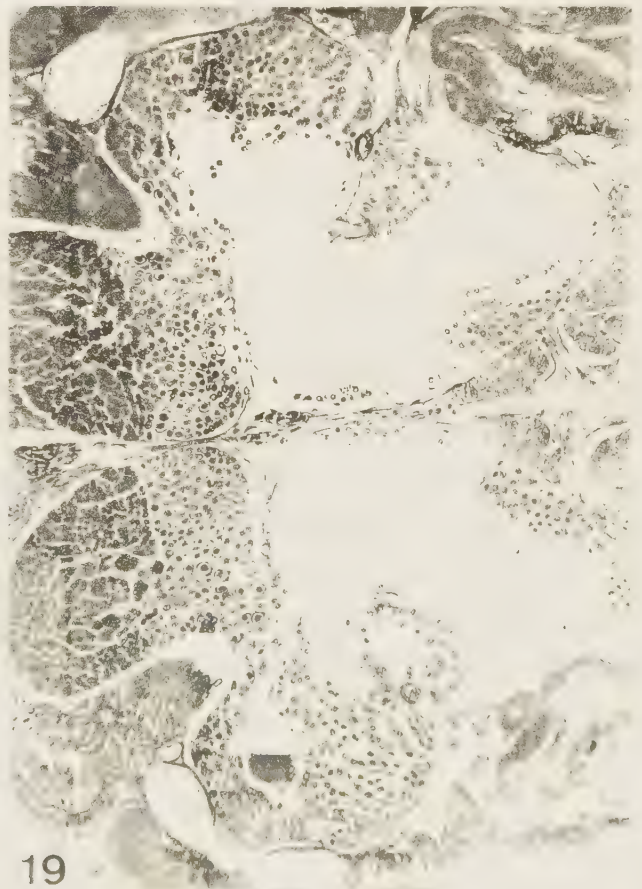
16



17



18



19

3. Système nerveux.

L'apparition des premiers indices du système nerveux chez Leucophaea maderae est conforme avec ce que l'on sait chez les Insectes. En effet les neuroblastes sont édifiés à partir de l'ectoderme ventral de l'embryon et ceci rejoint les travaux de HAGAN (1951), MALZACHER (1968) et SCHOLL (1969). Mais le moment de leur apparition diffère selon les groupes d'Insectes. Chez Diploptera dytiscoides (HAGAN, 1951) les neuroblastes apparaissent au moment du repliement de l'extrémité abdominale ; chez le Doryphore Leptinotarsa decemlineata (RICHARD et Coll., 1970), les ganglions nerveux sont différenciés à partir de la 50^e heure de développement. La mise en place du système nerveux a lieu au stade 13 chez Blabera (BULLIERE, 1969), au stade 18 chez Leucophaea maderae et vers la 72^e heure de développement chez le Doryphore. L'abdomen de Leucophaea maderae présente 10 ganglions alors que chez Blabera ce nombre est de 11.

L'existence de phénomènes neurosécrétoires qui seraient liés à la mue embryonnaire, n'a pu être mise en évidence chez Leucophaea maderae, bien que les travaux de JONES (1956) aient montré de tels phénomènes chez l'embryon de Locustes. Par contre, chez Gryllus (ECHARD, 1962) et Melanoplus (MUELLER, 1963), il ne semble pas y avoir de phénomènes analogues. Chez l'embryon de Leucophaea maderae, dans la mesure où des substances neurosécrétrices existent réellement, celles-ci peuvent être soit masquées soit détruites, soit que la technique histologique utilisée n'est pas assez sensible. L'embryon du Doryphore est également dépourvu de neurosécrétions bien que celles-ci existent chez la larve (ARVY et GABE, 1954 ; RICHARD et Coll., 1970).

4. Gonades.

La différenciation des gonades se produit à des moments différents au cours de la vie des Insectes. Bien que cette différenciation ait lieu chez Drosophila melanogaster (ABOIM, 1945) et Lampyrus noctiluca (NAISSE, 1965) pendant la vie larvaire, elle s'effectue dans la majorité des cas au cours de la période embryonnaire. C'est par exemple le cas de Melanoplus differentialis (NELSEN, 1934) et Pamphagus elephas (AIOUAZ, 1974) en ce qui concerne les Orthoptères. Chez les Dictyoptères, l'organogenèse et la différenciation de la gonade ont lieu assez tardivement au cours de la vie embryonnaire : chez Leucophaea maderae je n'ai pu observer la première mise en place de la gonade qu'à partir du stade 21; ceci rejoint les observations faites chez Blabera craniifer par BULLIERE (1969) qui n'a pu reconnaître la première manifestation des gonades qu'au stade 13, et celles de HAGAN (1951) chez Diploptera dytiscoides dont les premiers rudiments des gona-

des indifférenciées ne sont décelables qu'après la fermeture dorsale. L'organo-genèse de l'ovaire et du testicule débute au cours de la période qui suit le retournement de l'embryon (DAWIDOFF, 1928 ; ECHARD, 1968) chez les espèces présentant une blastokinèse, donc relativement tard au cours du développement embryonnaire.

B. METABOLISME RESPIRATOIRE.

. Introduction.

Chez les Insectes de nombreux travaux ont été consacrés à l'étude du métabolisme respiratoire au cours du développement postembryonnaire mais peu intéressent la période embryonnaire. Nous renvoyons aux travaux de FOURCHE (1969) pour une bibliographie détaillée de la question.

Le présent travail concerne l'étude de l'évolution de la consommation d'oxygène durant la période embryonnaire, en rapport avec la mue embryonnaire et le développement de l'appareil trachéen.

II. Matériel et méthodes.

Les embryons qui ont servi à l'expérimentation proviennent d'oothèques de femelles primipares. La consommation d'oxygène des embryons est évaluée grâce à la technique de Warburg. Toutes les mesures sont effectuées à la température de 29°C ; chaque expérience dure 60 minutes et les résultats sont notés toutes les 10 minutes. Les embryons sont pesés à la fin de chaque expérience et leur stade déterminé à l'aide de la table que nous avons établie. Les larves nouveau-nées sont mises à respirer 4 à 6 heures après l'éclosion.

III. Résultats : Métabolisme respiratoire.

1. Consommation d'oxygène rapportée au poids frais.

Les résultats de ces mesures sont représentés par les courbes de la figure 13. L'intensité respiratoire (quantité consommée par heure et par gramme de poids frais) varie de façon linéaire en fonction du temps et du stade de développement. Les pentes des droites de la figure montrent que la quantité d'oxygène consommée est directement proportionnelle à l'augmentation du poids frais, si on excepte toutefois la période correspondant à la mue embryonnaire. Les taux respiratoires moyens sont de 118 microlitres / gramme / heure pour le stade 11 ; 666, 1 microlitre / gramme / heure pour le dernier stade et 783,2 microlitres / gramme / heure pour les larves nouveau-nées. L'évolution du taux respiratoire est représentée par la courbe de la figure 15a ; la courbe ainsi obtenue peut être subdivisée en trois parties :

- Dans le premier segment (stades embryonnaires 11 à 19), l'intensité respiratoire

croît approximativement de façon régulière. (Nous disons approximativement car en fait celle-ci décroît légèrement au stade 16 pour une raison que nous ignorons pour le moment).

- Le segment médian (stades 20 à 24) pendant lequel l'intensité respiratoire subit un ralentissement brutal. Ce ralentissement coïncide avec la période de la mue embryonnaire et évoque la courbe dite en 'U' dont nous reparlerons plus loin.

- La 3ème partie de la courbe (stade 25 à l'éclosion) traduit une augmentation régulière du taux respiratoire. Cette augmentation est particulièrement sensible au stade 30 qui est le stade de l'éclosion.

2. Consommation d'oxygène par individu.

Les résultats des mesures sont représentés par les courbes de la figure 14. Nous constatons que nous avons là encore une relation directe de proportionnalité entre la quantité d'oxygène respirée et le nombre d'individus, quel que soit le stade auquel on s'adresse. Les valeurs moyennes sont de 0,95 microlitres / individu / heure ; 11,90 microlitres / individu / heure ; 14,34 microlitres / individu / heure, respectivement pour les stades 11, 30 et la larve nouveau-née. Le taux respiratoire à travers les différents stades est apprécié par la valeur des pentes des droites de la figure 14. Cette évolution du taux respiratoire est représentée par une courbe de la figure 15b. Comme dans le paragraphe précédent, il existe une discontinuité située entre les stades 20 et 24.

TABLEAU 11

Valeurs des pentes des droites représentant la quantité d'oxygène absorbé en fonction du poids frais et du nombre d'individus.

Stade de développement	Valeurs des pentes / poids frais	Valeurs des pentes / nombre d'individus
11	2,01	0,015
12-13	2,01	0,015
14-15	2,81	0,028
16-17	2,73	0,031
18-19	3,66	0,50
20	3,99	0,53
21	3,18	0,046
22	2,76	0,42
23	2,70	0,47
24	3,83	0,061
25	3,83	0,068
26	4,78	0,078
27	5,25	0,089
28	5,27	0,100
29	6,52	0,135
30	10,08	0,179
larve néonate	12,24	0,213

Figure 13
 Quantité d'oxygène respiré par gramme de poids frais



TABLEAU 12

Quantité d'oxygène consommée pendant 1 heure (valeurs moyennes)

Stade de développement	Microlitres O_2 de poids frais	Microlitres O_2 /individu
11	118,0	0,95
12-13	134,8	0,96
14-15	173,9	1,57
16-17	146,2	1,70
18-19	228,3	2,95
20	239,5	3,11
21	208,4	2,91
22	178,9	2,52
23	176,8	2,40
24	226,3	3,50
25	232,2	3,93
26	283,0	4,59
27	309,2	5,30
28	315,2	5,89
29	380,7	7,68
30	666,1	11,90
larve néonate	783,2	14,34

Figure 14

Quantité d'oxygène respiré par individu.

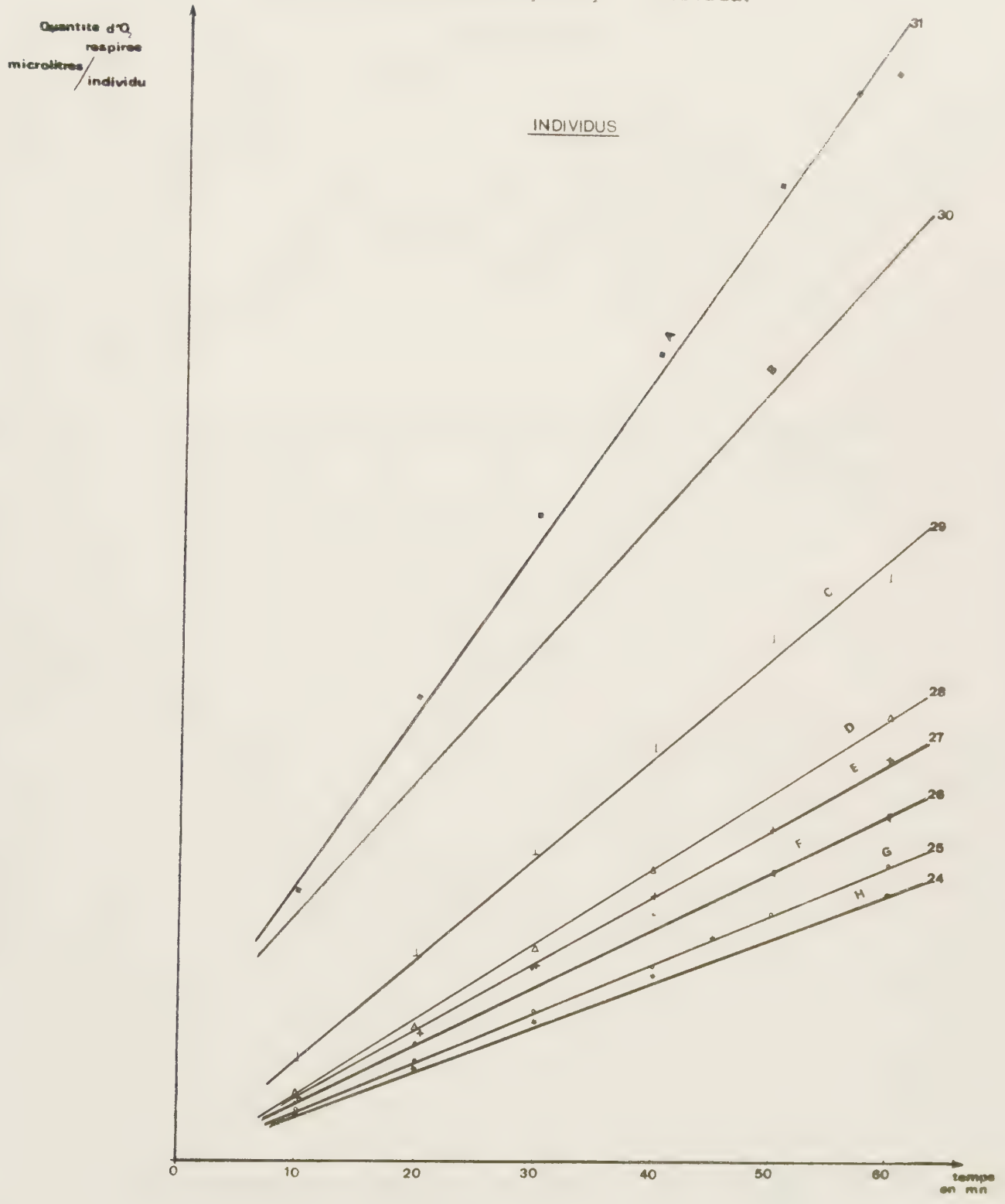
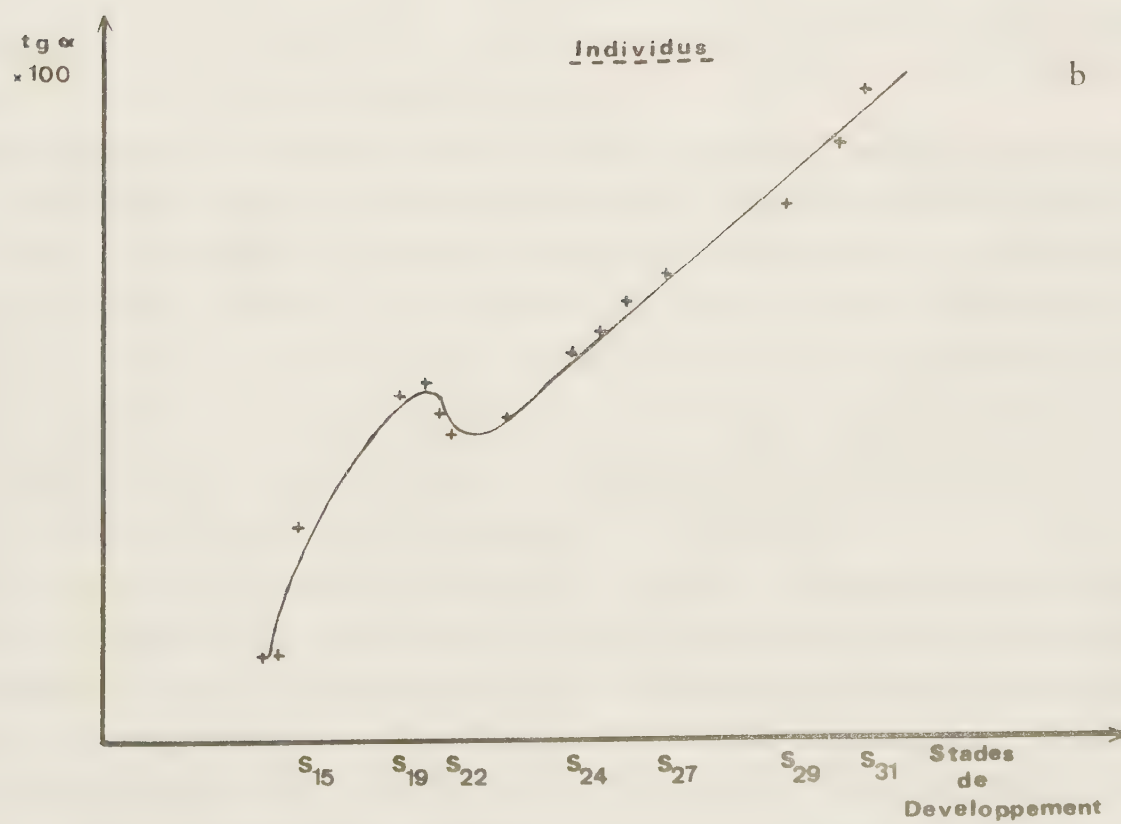
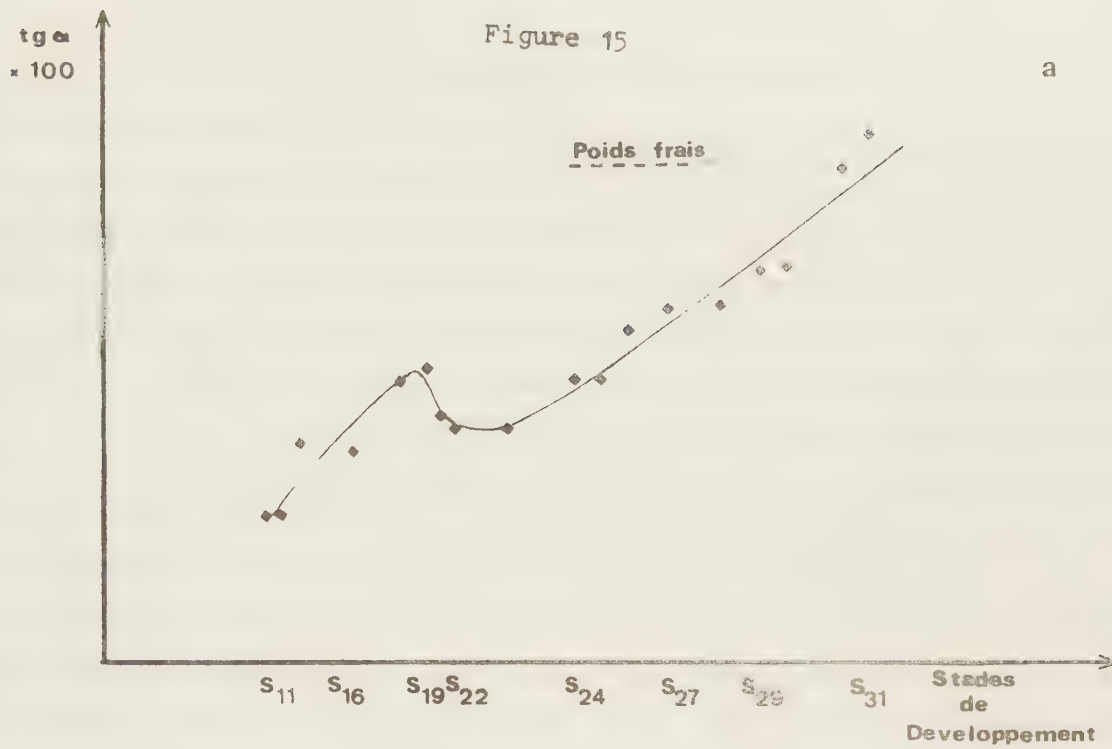


Figure 15



3. Interprétation des résultats.

Une discontinuité physiologique se produit au moment des mues et de la métamorphose des Insectes. Ce phénomène est interprété de diverses façons : pour WIGGLESWORTH (1934) il est dû à une asphyxie des tissus en histolyse et pour NEEDHAM (1929) la branche descendante résulterait de l'histolyse des tissus larvaires tandis que la branche ascendante résulterait de l'histogenèse des tissus mais d'après FOURCHE (1969) la courbe en U serait la résultante de mécanisme de nature différente comme les transferts de matière ou des réglages interorganiques.

Dans le cas de Leucophaea maderae la décroissance de la respiration produite entre les stades 20 et 24 est concomitante de la mue embryonnaire qui survient à cette période (stade 22) ; il s'agit donc très vraisemblablement d'une discontinuité physiologique réelle qui coïncide avec la mue embryonnaire. L'hypothèse selon laquelle la courbe en U résulterait de remaniements histologiques ne peut ici convenir, puisqu'il n'y a pas, chez une Blatte une véritable histolyse lors de la mue embryonnaire. L'interprétation donnée par FOURCHE (1969) paraît la plus vraisemblable pour expliquer les mécanismes qui sont à l'origine de l'existence de la courbe en U lors de la mue embryonnaire chez Leucophaea maderae. Cette courbe en U, chez cette espèce devra néanmoins être précisée par une expérience complémentaire qui utiliserait un appareillage et un milieu de culture adéquats de manière à avoir un enregistrement continu.

Pour connaître le moment à partir duquel le système trachéen devient fonctionnel, nous avons réparti les embryons d'une même oothèque d'un stade donné en trois lots égaux ; le premier lot servant d'expérience témoin est mis à respirer sans aucun traitement préalable ; les embryons du second lot sont badigeonnés du côté ventral à l'aide de miel de façon à boucher les orifices des stigmates (le vernis à ongles, plus efficace pour boucher les stigmates, n'a pu être utilisé car il tue les embryons) ; enfin, les embryons du 3ème lot sont badigeonnés du côté dorsal et servent de témoins par rapport à la seconde série expérimentale. Les valeurs moyennes ainsi obtenues sont mentionnées dans le tableau 13.

Ces résultats montrent qu'au stade 24 l'appareil trachéen est déjà fonctionnel. En ce qui concerne les stades âgés (28 et 30) les animaux traités ventralement continuent de respirer mais beaucoup plus faiblement par rapport aux témoins. dans ce cas un certain nombre de stigmates sont restés vraisemblablement ouverts (ou ont pu être nettoyés par les mouvements des pattes des embryons âgés) ce qui se traduit par une consommation d'oxygène de la part des embryons traités ventralement. Lorsque la respiration se fait par diffusion, ce qui est le cas chez les embryons

jeunes, il semblerait qu'elle se fasse principalement à travers la cuticule ventrale.

Avant l'entrée en fonction des stigmates, la respiration embryonnaire se fait par diffusion à travers la membrane cuticulaire. Au cours de cette période du développement, l'épaisseur de la cuticule est relativement faible, ce qui facilite les échanges gazeux dont le passage semble être lié davantage à l'épaisseur de la cuticule plutôt qu'à sa structure physico-chimique (ITO, 1953). Par la suite les trachées prennent progressivement le relais ce qui se traduit par une courbe de respiration régulière (Figure 15).

Quantité d'oxygène consommée pendant 1 heure par gramme de poids frais et par individu (valeurs moyennes)

Expériences sta- de de dé- veloppement	Témoins		Embryons à paroi ventra- le recouverte de miel		Embryons à paroi dorsa- le recouverte de miel		Nombre d'en- bryons par lot	Poids frais des embryons par lot (en g)
	micro litres d'O ₂ /g de poids frais	micro litres d'O ₂ /indiv vidu	micro litres d'O ₂ /g de poids frais	micro litres d'O ₂ /indiv vidu	micro litres d'O ₂ /g de poids frais	micro litres d'O ₂ /indiv vidu		
20	122,3	1,70	0	0	51,3	0,51		0,03
25	205,3	2,3	0	0	55,1	0,46	0	0,113
30	200	1,30	2,8	0,61	247,1	4,58	8	0,136
35	360,1	0,7	3,3	7,90	603,5	10,86	8	0,1

TROISIEME PARTIE

Développement postembryonnaire de *Pamphagus elephas*

CHAPITRE 5. Développement postembryonnaire des appareils génitaux mâle et femelle.

A. INTRODUCTION.

L'étude expérimentale que nous envisageons d'entreprendre sur le développement de l'appareil génital, nécessite une parfaite connaissance du développement normal. Celui-ci a été décrit chez *Melanoplus differentialis* par NELSEN (1931 et 1934), chez *Gryllus* par ECHARD (1962) et BOUTHIER (1964) et chez *Locusta migratoria* par ROONWAL (1937) LANCIEN (1959) et CHAUMEL (1960). Notre travail a été réalisé sur des larves mâles et femelles de *Pamphagus elephas*(L.).

B. MATERIEL ET TECHNIQUES.

Tous les animaux utilisés ont été sacrifiés 2 jours après une mue. Les appareils génitaux ont été prélevés et placés dans le fixateur de BOUIN, les pièces incluses à la paraffine. Les colorations utilisées ont été essentiellement l'hématoxyline de GROAT et l'éosine aqueuse ainsi que le tétrachrome de HERLANT ; les réactions histochimiques employées ont été l'APS et l'alloxane-SCHIFF. Les dessins ont été réalisés à l'aide d'une chambre claire WILD.

C. OBSERVATIONS (Planches 9 à 12)

I. Développement postembryonnaire de l'appareil génital mâle.

1. Etude anatomique.

Dès le premier stade larvaire, l'appareil génital mâle comprend 2 lames blanchâtres allongées et appliquées contre le face dorsale du tube digestif : les testicules. Ceux-ci se prolongent vers l'avant par le filament terminal qui aboutit dans la région nuchale. Vers l'arrière 2 cordons cellulaires, les ébauches des canaux déférents, rejoignent les ébauches des glandes annexes, constituées par deux masses en forme de petits mamelons (Fig. A). Ces derniers se trouvent situés en avant d'une invagination ectodermique impaire correspondant à l'ébauche du canal éjaculateur, bien visible au stade 3 (Fig. C). A partir du 5^e stade larvaire (Fig. E), les ébauches des glandes annexes commencent à émettre

de petits lobes qui restent discrets jusqu'au stade suivant (Fig. F) ; ce n'est qu'au dernier stade larvaire que les glandes annexes sont morphologiquement formées (Fig. G), elles ne deviendront fonctionnelles que plusieurs jours après la mue imaginale (Fig. H).

Les testicules des individus du premier stade ont une longueur de l'ordre de 2,2mm et un diamètre de 0,05mm. Leur développement est régulier pendant les 4 premiers stades larvaires et subit une accélération au stade 1. Ainsi au stade 4 la longueur des testicules est de 3,3mm en moyenne, celle des glandes annexes de 0,2mm, alors qu'au stade suivant les dimensions sont respectivement de 6mm et 0,4mm. De même le diamètre des testicules passe de 0,4mm à 0,8mm au cours de cette même période. Par la suite la croissance de l'appareil génital s'effectue d'une façon régulière et au dernier stade les testicules ont approximativement 14,5mm de long et 2mm de diamètre ; les glandes annexes peuvent atteindre 1,8 à 2mm (Tableau 14).

2. Etude histologique.

2. 1. Testicules.

Au stade 1, le testicule est formé de massifs cellulaires délimités par des cellules conjonctives à noyau fusiforme (Fig. 1). Dès ce stade on est en présence de follicules testiculaires et l'organogenèse de la gonade est par conséquent très précoce. Néanmoins la limite entre les différents tubes séminifères est peu nette ; les massifs cellulaires sont constitués de spermatogonies à noyau ovalaires et granuleux. Au stade 2 (Fig. 2) quelques spermatogonies sont en mitose ; malgré la formation des follicules testiculaires qui deviennent plus nets à ce stade et des cystes, la méiose n'a pas encore commencée. Certaines spermatogonies présentent une rétraction nucléaire donnant ainsi naissance à des noyaux pycnotiques. La disposition des spermatogonies à l'intérieur des tubes séminifères est souvent régulière. De nombre variable, ces spermatogonies occupent la partie périphérique de l'extrémité du tube et entourent le complexe apical pourvu d'un noyau arrondi assez bien visible. Les gonades du stade 3 (Fig. 3) ont une structure cystique bien établie et les follicules testiculaires sont bien formés. En même temps la spermatogenèse débute et on peut observer à l'intérieur de certains cystes des spermatocytes en première division méiotique. A ce stade, la partie intratesticulaire du canal déférent est formée par un amas cellulaire plein qui va s'organiser au stade 4 (Fig. 4) en un épithélium entourant une lumière centrale. L'aspect des tubes séminifères au stade 4 est dans l'ensemble analogue à celui du stade 3. L'évolution de la gonade est lente et ne s'accélère qu'aux stades 5 et 6. En effet, les tubes séminifères sont alors volumineux et leur grand développement entraîne une distension de leur enveloppe conjonctive. La plupart des cystes manifestent une activité méiotique intense. Vers la région basale de quelques follicules testiculaires on peut observer des dégénérescences cellulaires sous forme de globules noirs, polymorphes, noyés dans une masse

TABLEAU 14

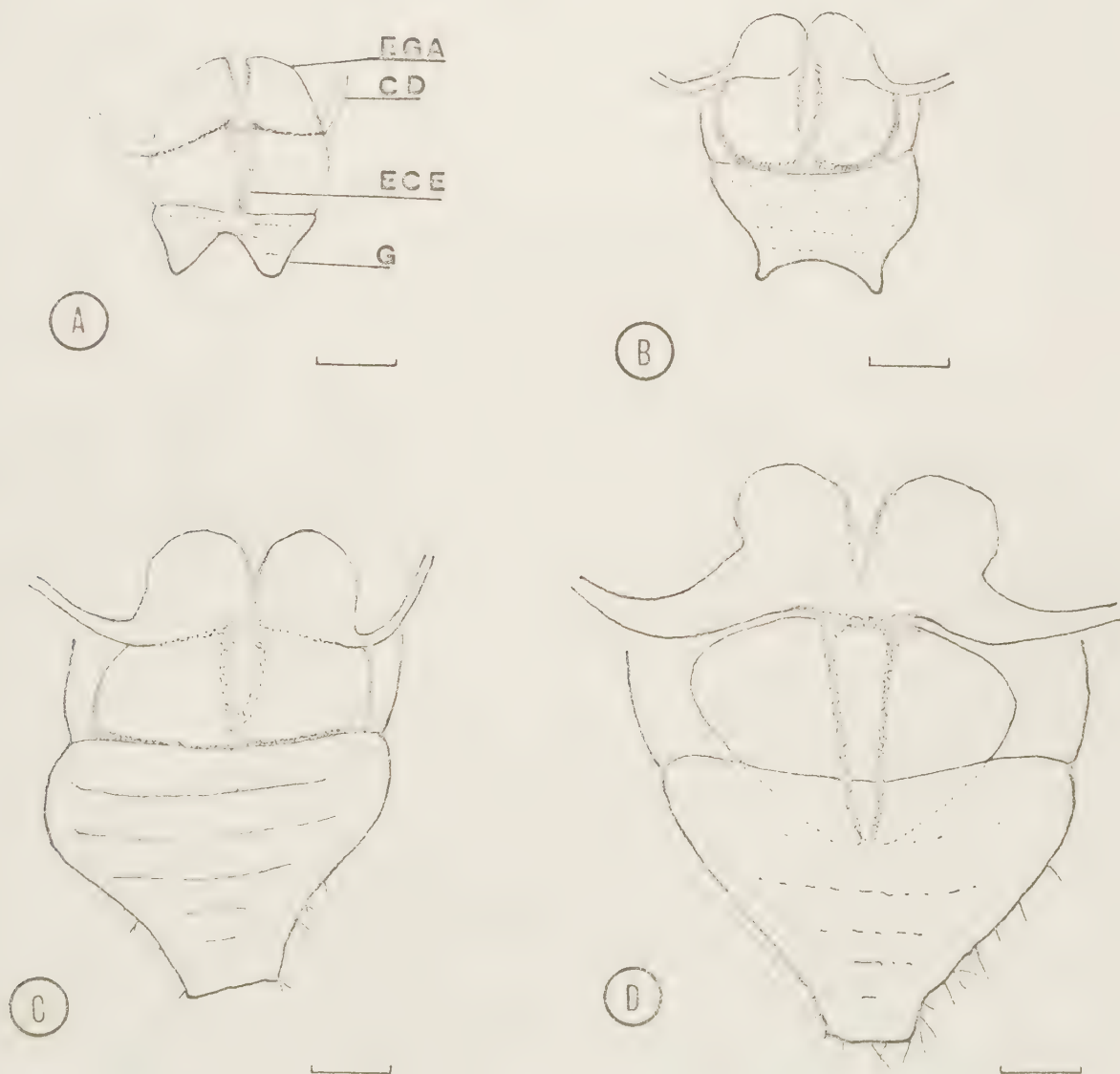
Croissance de l'appareil génital mâle durant la vie larvaire
(Valeurs exprimées en mm)

Stades	Testicule		Spermiducte	Glandes annexes (non déroulées)
	Longueur	Diamètre	Diamètre	Longueur
1	2,17	0,05	0,012	0,08
2	2,40	0,07	0,013	0,13
3	3,07	0,23	0,030	0,18
4	3,84	0,38	0,040	0,23
5	6,20	0,80	0,050	0,44
6	10,70	1,50	0,080	0,97
7	14,6	2,0	0,100	1,80
Imago	15,5	4,0	0,150	15,80

Figure 16

Développement du tractus génital mâle. Fig. A : larve de stade 1 ; Fig. B : larve de stade 2 ; Fig. C : larve de stade 3 ; Fig. D : larve de stade 4. Les échelles des figures A à D correspondent à 0,2mm.

Fig. E : larve de stade 5 ; Fig. F : larve de stade 6 ; Fig. G : larve de stade 7 ; Fig. H : imago. Les échelles des figures E à G correspondent à 1mm, celle de la figure H à 0,5cm.



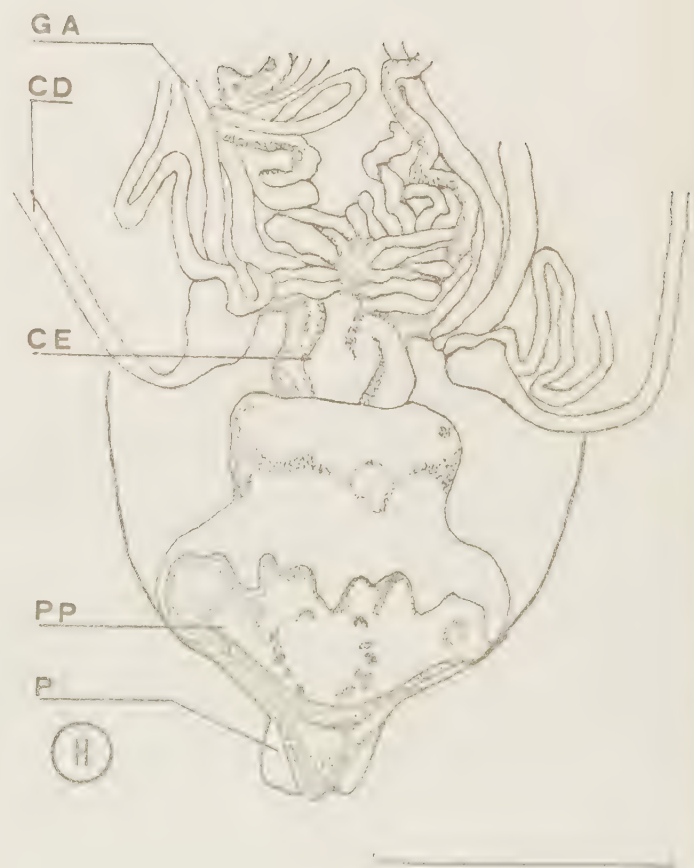
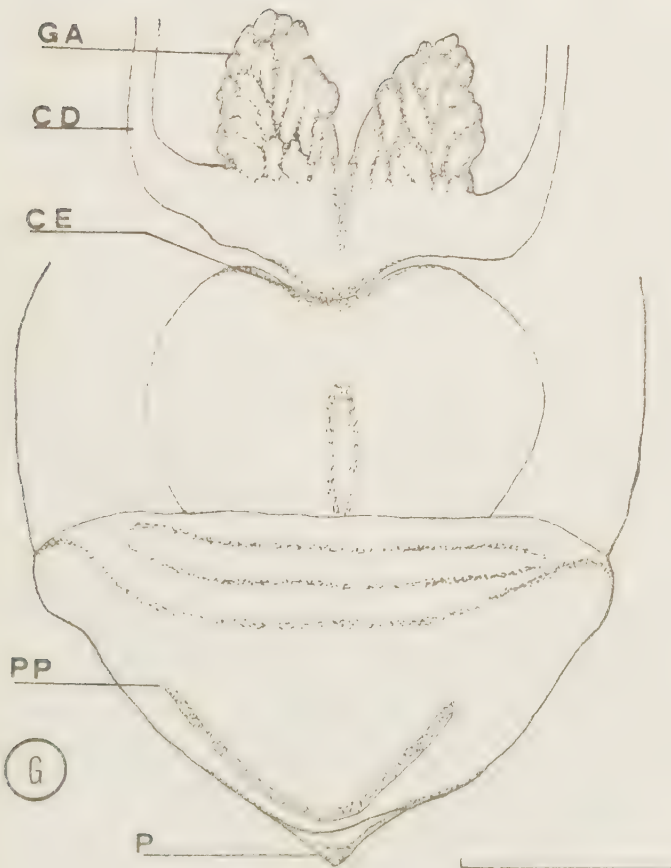
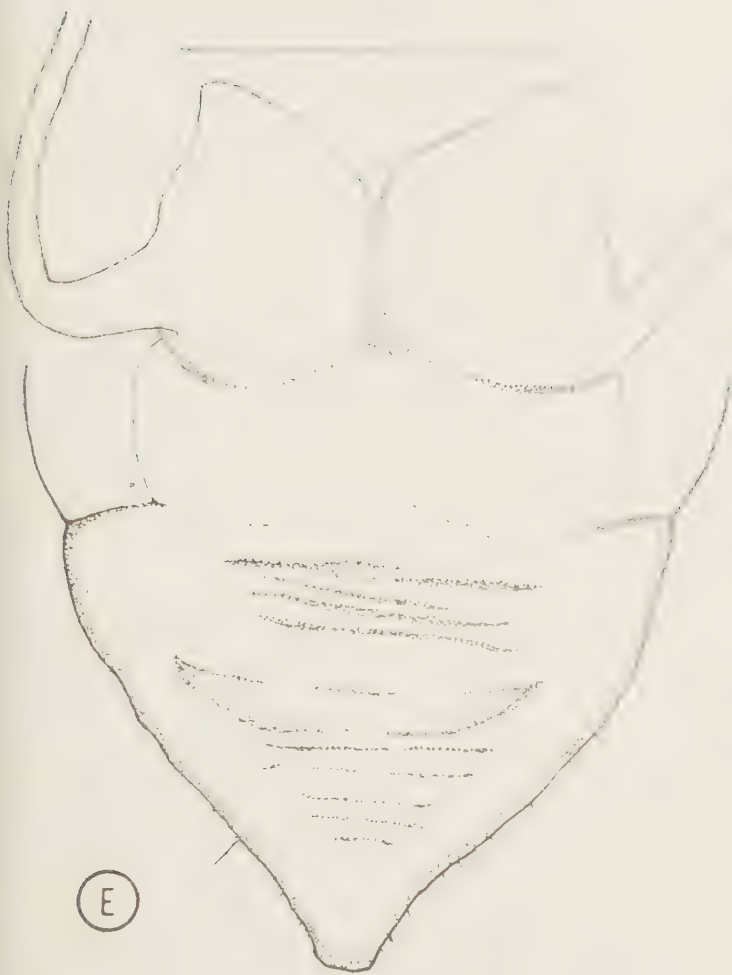


PLANCHE 9

Développement postembryonnaire de l'appareil génital mâle

Figure 1. Larve de stade 1 : testicule.

Figure 2. Larve de stade 2 : testicule.

Figure 3. Larve de stade 3 : testicule.

Figure 4. Larve de stade 4 : testicule.

Figure 5. Larve de stade 1 : ébauches du canal éjaculateur et des glandes annexes.

Figure 6. Larve de stade 2 : ébauches du canal éjaculateur et des glandes annexes.

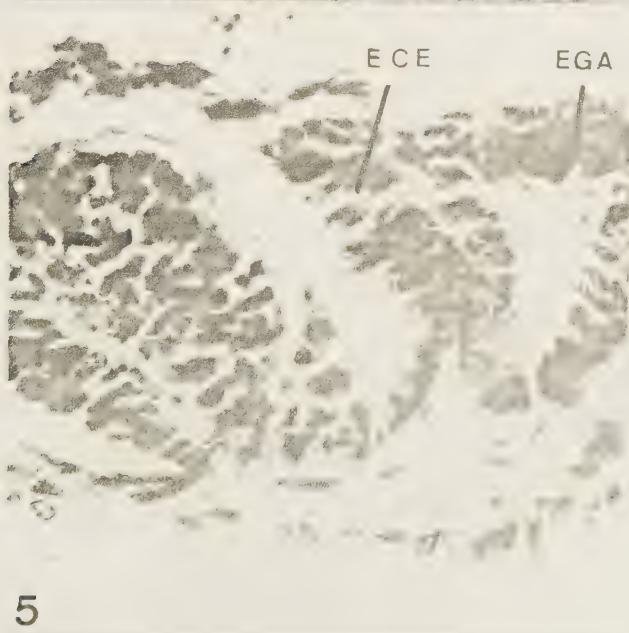
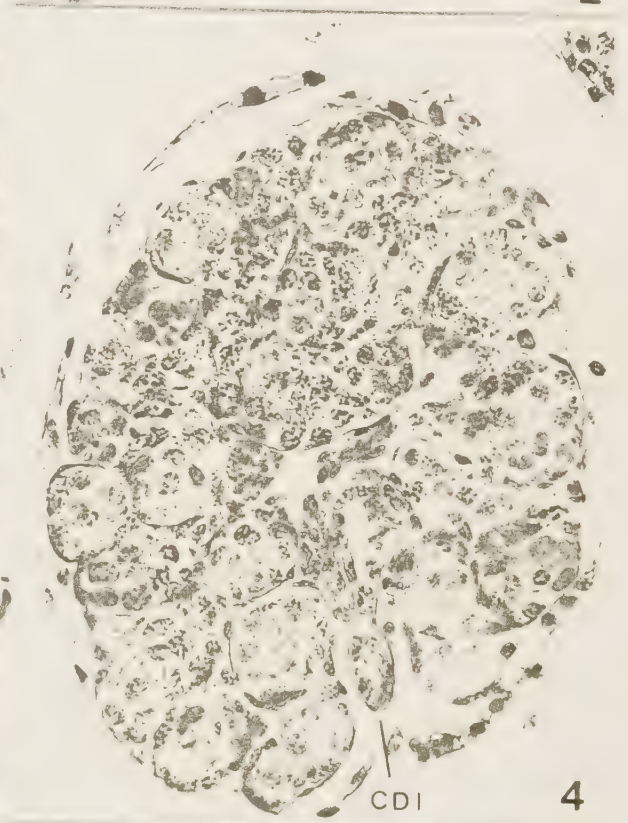
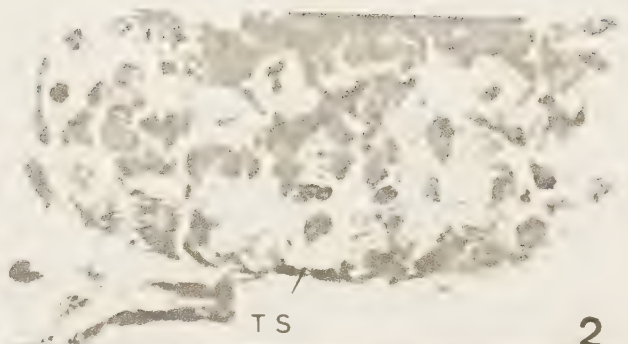
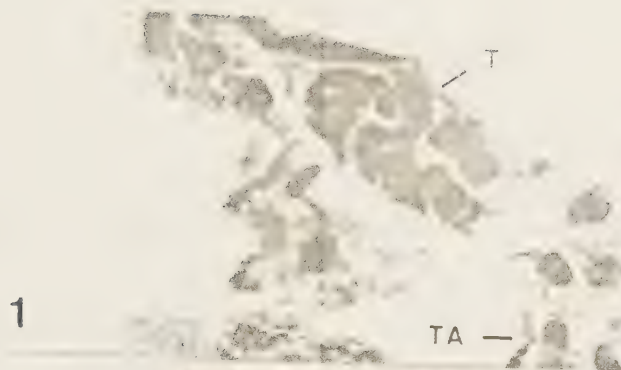


PLANCHE 10

Développement postembryonnaire de l'appareil génital mâle (suite).

Figure 7. Larve de stade 1 : canal déférent extratesticulaire.

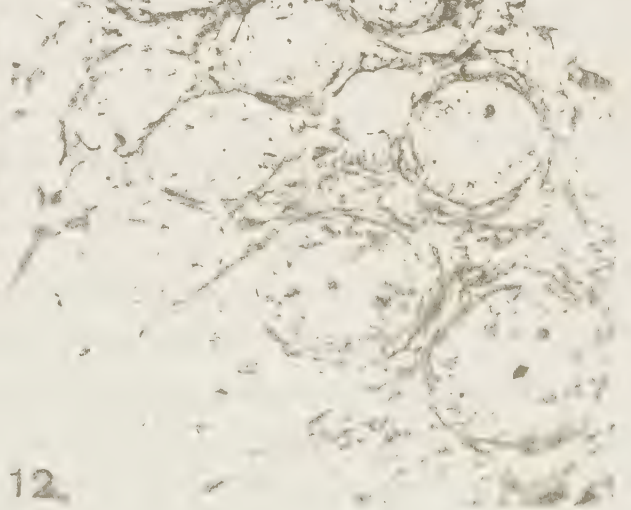
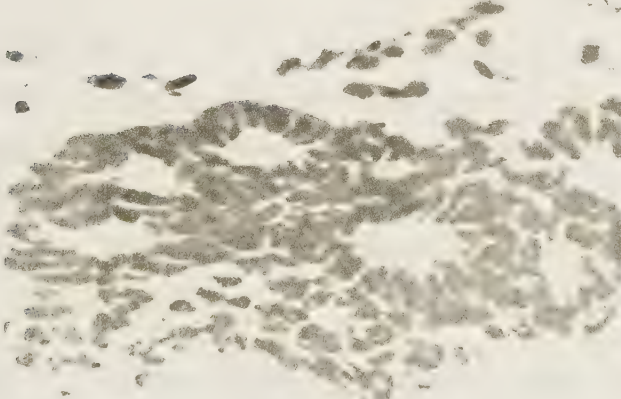
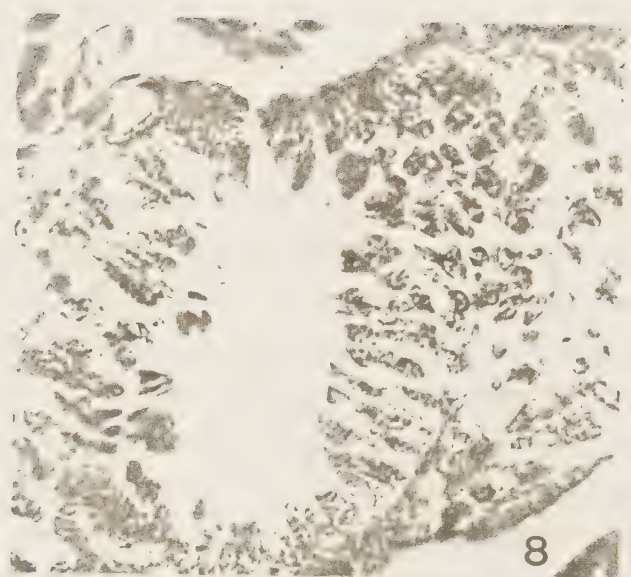
Figure 8. Larve de stade 2 : canal éjaculateur.

Figure 9. Larve de stade 6 : canal éjaculateur.

Figure 10. Larve de stade 7 : canal éjaculateur.

Figure 11. Larve de stade 4 : glandes annexes.

Figure 12. Larve de stade 6 : glandes annexes.



Fortement éosinophile. Au dernier stade larvaire, l'évolution de la gonade varie suivant les individus : sur 3 animaux sacrifiés le jour jour après la mue, l'évolution spermatique atteint le stade des spermatoïdes jeunes ou après ceux-ci d'entre eux, alors que chez le 1^{er} le développement se déroule toutes les étapes de la spermiogenèse. Tout cela est basé sur des tubes séminifères plusieurs ans de culture ou même parfois des cystes entiers sont en dégénérescence.

2.2. Voies génitales mâles.

Le canal éjaculateur est déjà ébauché dès le premier stade (Fig. 3). Son épithélium est stratifié et sa lumière partiellement fermée. L'ébauche des glandes annexes (Fig. 4) est de forme triangulaire et creusée d'une lumière importante. Le canal déférent (Fig. 7) est mis en place et possède une lumière très étroite. Son épithélium est enveloppé par du tissu adipeux. Au stade 2, la structure du canal éjaculateur (Fig. 8) devient plus nette et on y reconnaît les parois latérales épaisses et les parois dorsales et ventrales plus fines. De même, l'épithélium de l'ébauche des glandes annexes commence par émettre des crêtes (Fig. 5) qui donneront plus tard les différents tubes. Au stade 3, des coupes transversales des mamelons constituant les ébauches des glandes annexes montrent qu'en réalité chaque mamelon est formé de 4 à 5 tubules dont le développement est inégal, ce qui indique que les glandes annexes ne se forment pas toutes en même temps. Durant cette période du développement les mitoses sont rares, que ce soit au niveau de l'épithélium des glandes annexes ou de celui du canal éjaculateur. Au stade 4, il n'y a pas d'évolution histologique spectaculaire ; le nombre des glandes annexes, ainsi que leur structure (Fig. 11), restent semblables à ceux des stades précédents, mais leur lumière renferme une sécrétion qui devient importante au cours des stades larvaires 5 et 6 (Fig. 12). Le plus on note dès le stade 4 une activité mitotique au niveau de l'épithélium glandulaire. Cette activité atteint son maximum au stade 5 et diminue au cours de l'avant dernier stade larvaire pour disparaître au dernier. L'épithélium du canal éjaculateur (Fig. 10) est pluristratifié et décrit des crêtes caractéristiques ; il est tapissé d'une cuticule relativement mince et repose sur une membrane basale. Les cellules conjonctives entourant le canal éjaculateur sont serrées et préfigurent le tissu compact de type cartilagineux de l'adulte (Aïouat, 1970). À ce stade la substance interstitielle commence à être sécrétée (Fig. 10).

II. Développement postembryonnaire de l'appareil génital femelle

1. Etude anatomique.

Dès le premier stade larvaire les gonades et le tractus génital sont formés et par la suite les différentes parties du système reproducteur, mise à part la spermatheque, n'offrent pas de changements morphologiques importants, si ce n'est une augmentation régulière de la taille. Après l'éclosion, l'ébauche de la spermatheque (Fig. 1) mesure environ 0,5 mm et celle des gonades 0,5 mm de long et 0,2 mm de diamètre. L'appareil génital femelle croît considérablement au cours du stade 4 pour atteindre

une dimension double au stade 3. C'est ainsi que les gonades qui ont une longueur de 3,8mm et un diamètre de 2,3mm au stade 4 atteignent respectivement 7,4mm et 3,6mm au stade suivant. Il en est de même de la spermathèque qui passe de 0,3mm à 0,8mm. L'ébauche de la spermathèque présente des modifications morphologiques appréciables à travers les différents stades larvaires : réduite pendant les 4 premiers stades (Fig. I à L) à une ébauche en forme d'ampoule qui est une invagination ectodermique, elle se différencie en 2 régions bien distinctes au stade 5 (Fig. M). On distingue en effet une dilatation réniforme qui se prolonge vers l'arrière par un court conduit, le futur canal de la spermathèque ; au cours des stades 5 (Fig. M) et 6 (Fig. N), il y a allongement du conduit et l'aspect réniforme de la dilatation terminale se précise. Chez les individus des stades 6 (Fig. N) et 7 (Fig. O) le développement de la spermathèque s'accélère et dès le début du dernier stade larvaire elle est bien individualisée et annonce celle de l'imago (Fig. P) ; la partie terminale a sensiblement augmenté de diamètre et forme la spermathèque proprement dite qui se continue vers l'arrière par le canal de la spermathèque, conduit long et enroulé sur lui-même, et dont la région distale est dépourvue de propriété sécrétrice. Après le stade 7 les ovaires croissent régulièrement et atteignent chacun approximativement 13mm de long et 1,8mm de diamètre chez les larves du dernier stade. Chez certaines femelles mûres les ovaires peuvent atteindre environ 42mm de long et 14mm de diamètre (Tableau 15).

2. Etude histologique.

2.1. Ovaire et calice.

Au stade 1 on peut reconnaître 3 régions : le calice, des alignements de cellules constituant des préovarioles et un filament terminal. Le calice ovarien ne présente aucune digitation, il est simplement formé par un épithélium unistratifié entourant une lumière très étroite. Les alignements de cellules sont constitués essentiellement d'ovogonies. Au stade 2 (Fig. 13), on assiste à l'apparition de quelques jeunes ovocytes situés du côté du calice ovarien, mais bien qu'amorcée à ce stade, l'ovogénèse ne devient nette qu'au stade 3 (Fig. 14, 15), où le nombre d'ovocytes augmente sensiblement. A ce stade le calice ovarien apparaît formé d'un épithélium cubique pluri-stratifié délimitant une lumière dont le diamètre est assez important. Les limites des cellules épithéliales sont peu visibles. Les ovocytes ont un cytoplasme finement granuleux et un nucléoplasme clair. Quelques cellules à noyau allongé et granuleux forment le futur épithélium folliculaire. Au cours des stades suivants, l'aspect général de la gonade varie peu malgré quelques transformations, comme l'augmentation du diamètre du calice ou la différenciation des muscles entourant ce dernier. Chez les larves du stade 4, l'épithélium du calice ovarien (Fig. 16) présente des figures mitotiques ; la jonction entre les ovarioles et le calice ovarien est établie par l'intermédiaire du pédicule de l'ovariole. Les différentes structures de la gonade s'accroissent aux stades 5 et 6 ; l'épithélium folliculaire (Fig. 17)

est bien formé et entoure un ovocyte à cytoplasme granuleux ; l'épithélium du calice ovarien est entouré par une assise conjonctivo-musculaire bien visible du côté des ovarioles. La sécrétion contenue dans la lumière du calice, bien que discrète dans les premiers stades, devient importante au stade 6, régresse au stade 7, pour se résorber ensuite à la mue imaginale. Les ovogonies sont encore présentes au stade 6 mais deviennent rares au stade 7. Au début du dernier stade larvaire, l'épithélium du calice est toujours pluristratifié et dépourvu de villosité, qui par contre sont bien visibles chez l'imago âgé de 2 jours. Les cellules folliculaires, ainsi que la sécrétion contenue dans la lumière du calice ovarien, présentent une réaction positive à l'alloxane-Schiff.

2.2. Spermathèque.

Elle se forme par une invagination de l'épiderme, comme le canal éjaculateur du mâle. Chez les larves du premier stade elle se présente en coupe transversale sous une forme ovoïde. L'épithélium qui la constitue est tapissé intérieurement d'une intima. Au stade 3, l'ébauche de la spermathèque (Fig. 19) apparaît formée d'un épithélium pluristratifié délimitant une lumière très aplatie. A partir du stade 4, cette structure se précise ; les cellules épithéliales ont des limites assez distinctes (Fig. 20) et sont le siège d'une activité mitotique : nous avons observé 2 à 3 figures de mitoses par coupe. L'avant dernier stade larvaire montre également une activité mitotique intense au niveau de l'épithélium, que ce soit celui de la spermathèque (Fig. 21) ou celui de son canal (Fig. 22). De plus cet épithélium est tapissé intérieurement d'une cuticule qui apparaît souvent décollée. L'activité mitotique de l'épithélium de la spermathèque est ralentie chez les larves du dernier stade et elle est absente au niveau de l'épithélium de son canal. A ce stade l'épithélium de la spermathèque est encore dépourvu des grains de sécrétion, qui sont émis chez l'adulte par des canalicules intracellulaires (Fig. 23, 24).

TABLEAU 15

Croissance de l'appareil génital femelle durant la vie larvaire

(Valeurs exprimées en mm)

Stades	Ovaire		Oviducte latéral	Oviducte commun	Spermathèque (non déroulée)
	Longueur	Diamètre	Diamètre	Diamètre	Longueur
1	2,56	0,12	0,03	0,04	0,10
2	2,80	0,14	0,04	0,08	0,15
3	3,58	0,26	0,05	0,12	0,21
4	3,84	0,33	0,07	0,15	0,28
5	7,4	0,64	0,13	0,18	0,77
6	8,7	0,90	0,15	0,30	1,36
7	12,9	1,5	0,58	0,66	4,2
Imago	26,00	3,3	1,25	0,80	8,6

Figure 18

Développement du tractus genital femelle. Fig. I : larve de stade 1 ; Fig. J : larve de stade 2 ; Fig. K : larve de stade 3 ; Fig. L : larve de stade 4. L'échelle des la figure I correspond à 0,1mm, celles des figures J à L à 0,2mm.
Fig. M : larve de stade 5 ; Fig. N : larve de stade 6 ; Fig. O : larve de stade 7 ; Fig. P : imago. L'échelle de la figure M correspond à 0,5mm, celle de la figure N à 1mm et celles des figures O et P à 2mm.

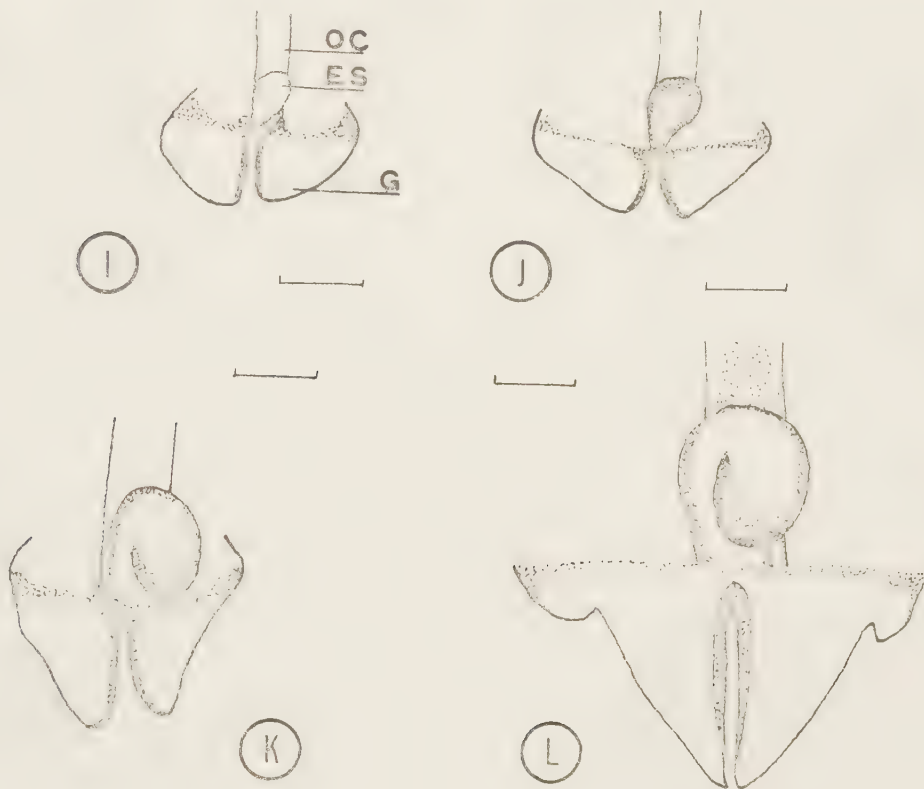


Figure 19

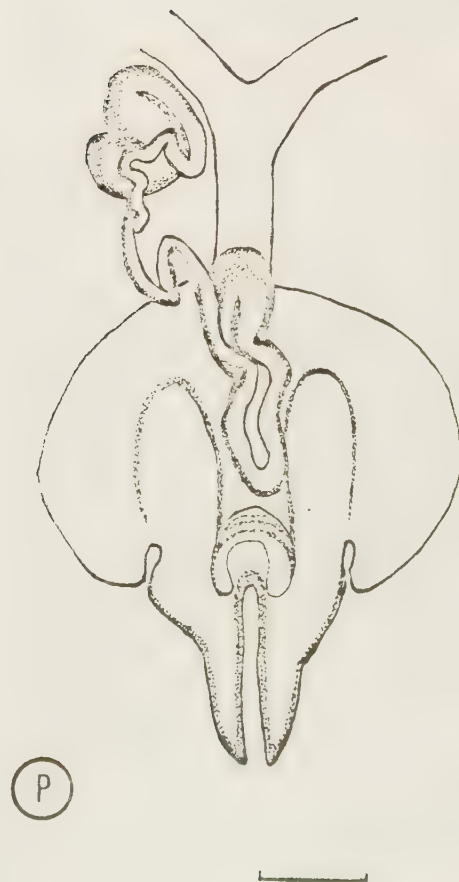
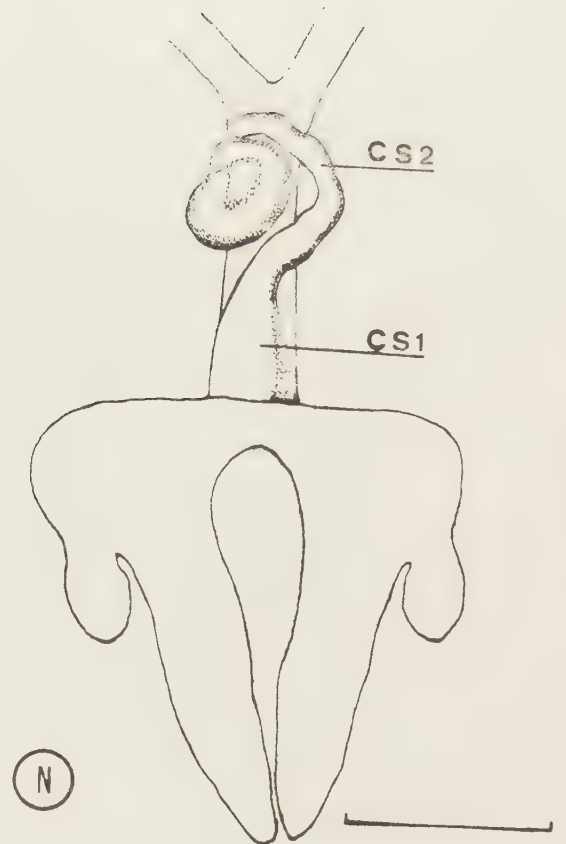
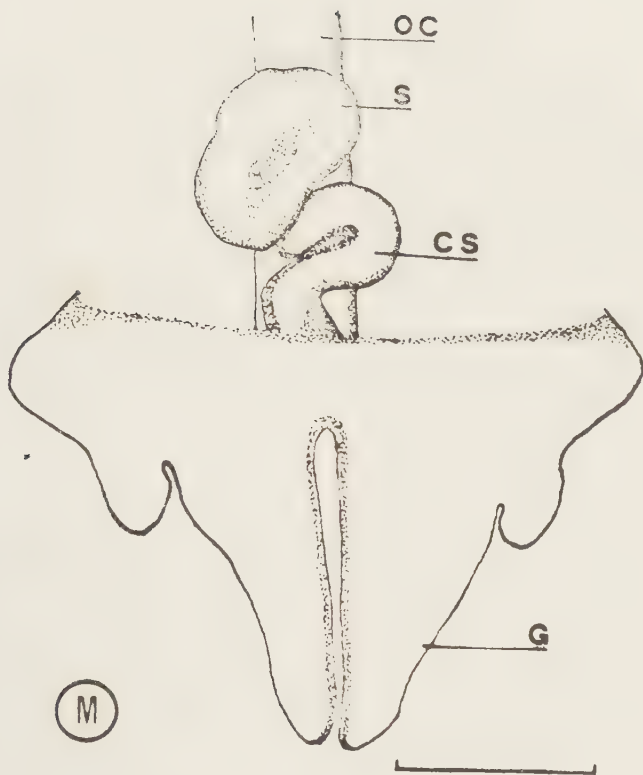


PLANCHE 11

Développement postembryonnaire de l'appareil génital femelle.

Figure 13. Larve de stade 2 : ovaire.

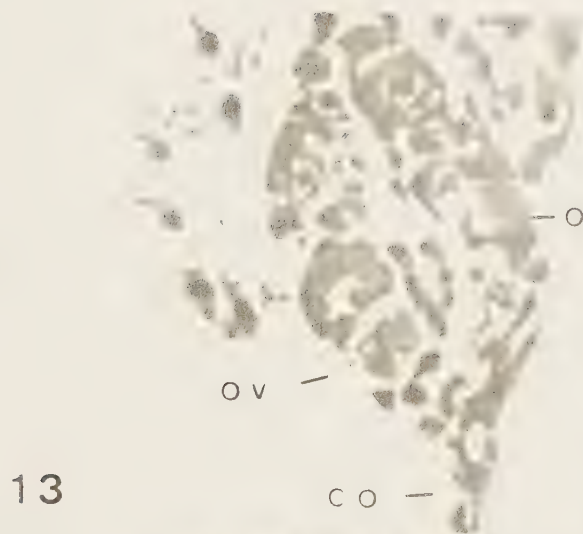
Figure 14. Larve de stade 3 : ovaire.

Figure 15. Larve de stade 3 : calice ovarien.

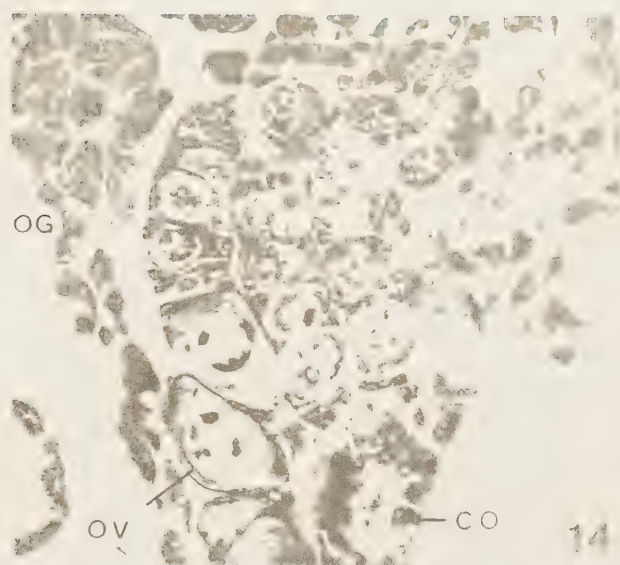
Figure 16. Larve de stade 4 : ovaire.

Figure 17. Larve de stade 5 : oviducte commun.

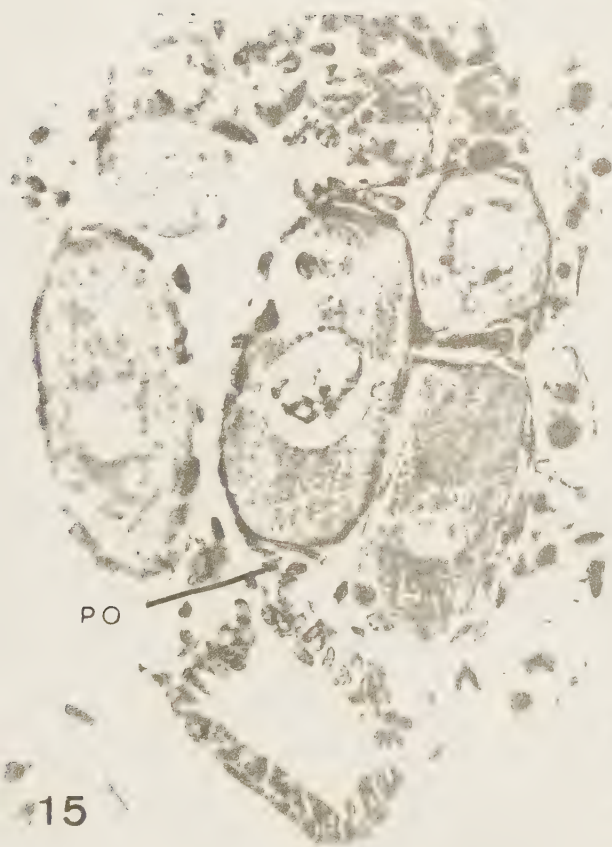
Figure 18. Larve de stade 5: ovaire.



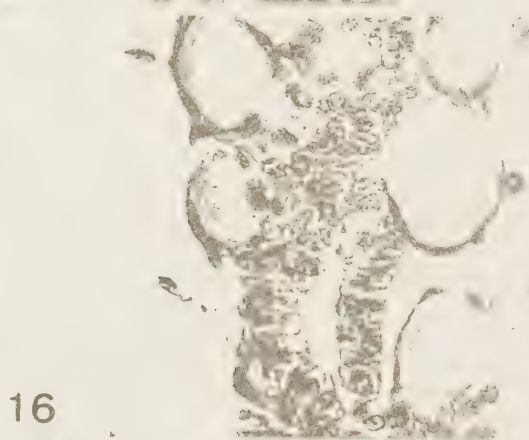
13



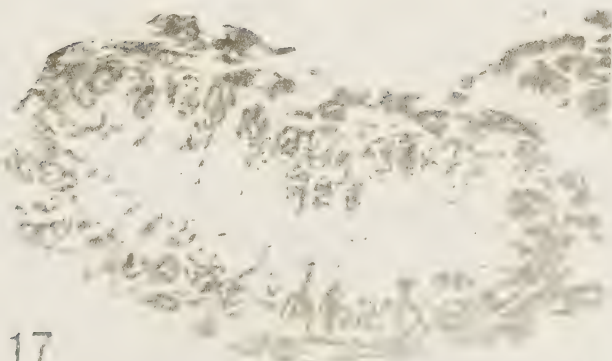
14



15



16



17



18

PLANCHE 12

Développement postembryonnaire de l'appareil génital femelle (suite).

Figure 19. Larve de stade 3 : spermathèque.

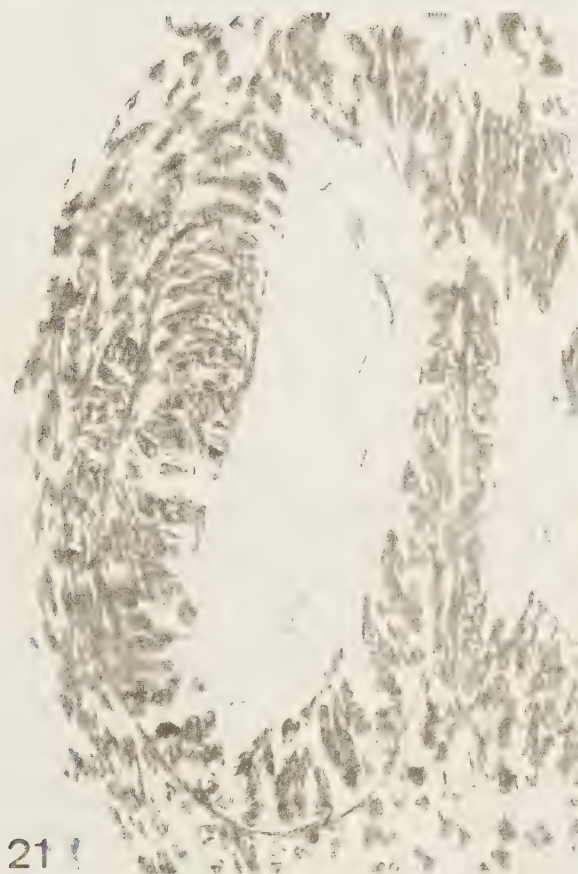
Figure 20. Larve de stade 5 : spermathèque.

Figure 21. Larve de stade 6 : spermathèque.

Figure 22. Larve de stade 6 : canal de la spermathèque.

Figures 23 et 24. Imago: canalicules intracellulaires de l'épithélium
de la spermathèque débouchant dans la lumière.

19



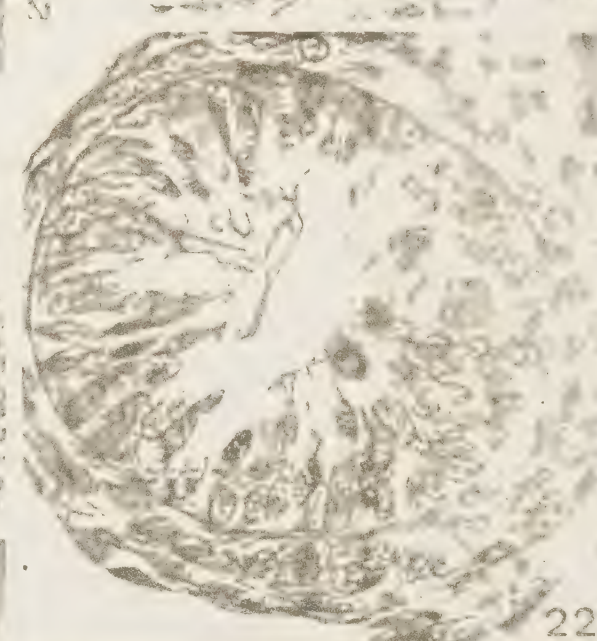
20



21



22



23



24



Abréviations utilisées dans les figures.

CD	= canal déférent
CDE	= canal déférent extratesticulaire
CDI	= canal intratesticulaire
CE	= canal éjaculateur
CF	= Cellules folliculaires
CO	= calice ovarien
CS	= canal de la spermathèque
CS1	= région postérieure (non glandulaire) du canal de la spermathèque
CS2	= région antérieure (glandulaire) du canal de la spermathèque
Cs	= cystes à spermatocytes
ECE	= ébauche du canal éjaculateur
EGA	= ébauche des glandes annexes
ES	= ébauche de la spermathèque
G	= génitalia
GA	= glandes annexes
L	= lumière du canal déférent intratesticulaire
OC	= oviducte commun
Og	= ovogonie
Ov	= ovocyte
P	= pénis
PO	= pédicule de l'ovariole
PP	= poche péniale
S	= spermathèque
T	= testicule
TA	= tissu adipeux
TS	= tubes séminifères.

D. CONCLUSIONS

Chez la majorité des Insectes, l'appareil génital apparaît au cours de la vie embryonnaire. Dans le cas de Pamphagus elephas, les follicules testiculaires sont mis en place dès le premier stade larvaire et les complexes apicaux sont ébauchés. La formation de ces derniers semble varier suivant les espèces : NELSEN (1931) pense que la formation du complexe apical précède celle des tubes séminifères chez Melanoplus differentialis ; pour ECHARD (1962) les tubes séminifères s'organisent avant les complexes apicaux chez Gryllus domesticus. Le Tractus génital est d'origine mixte : les canaux défférents et les glandes annexes sont des dérivés mésodermiques ; le canal éjaculateur se forme par invagination de l'épiderme et son aspect au premier stade indique qu'il commence à se mettre en place bien avant l'éclosion. La formation du canal éjaculateur varie suivant les groupes d'Insectes : chez Melanoplus differentialis il est ébauché à partir de la fin du retournement de l'embryon (ELSE, 1934) ; chez Gryllus posticus ; il existerait déjà à l'éclosion (QADRI, 1940) ou ne s'ébaucherait que vers la fin du second stade larvaire (BOUTHIER, 1964).

Comme celui du mâle, le développement de l'appareil génital femelle de Pamphagus elephas est précoce. Dès le premier stade larvaire, les ovaires sont constitués de préovarioles qui donneront les ovarioles au stade 3 avec la mise en place de nombreux ovocytes. L'ovogenèse amorcée au stade 2, s'accélère au stade suivant ; l'évolution de la gonade femelle est donc légèrement plus précoce que celle de la gonade mâle, mais varie suivant les espèces : si d'après NELSEN (1934) les premiers ovocytes apparaissent au stade 2 chez Melanoplus differentialis, selon ECHARD (1962) les ovarioles ne sont formés qu'au stade 5 chez Gryllus domesticus. La spermathèque et l'oviducte commun se forment à partir d'une invagination ectodermique très précoce qui débute au cours de la vie embryonnaire.

CHAPITRE 6. Etude de l'évolution des protéinogrammes de l'hémolymphe au cours des derniers stades larvaires.

I. Introduction.

Pamphagus elephas est un animal qui présente une grande richesse en hémolymphe : une femelle adulte peut en fournir jusqu'à 3ml. Cette richesse en hémolymphe est d'un grand intérêt pour les milieux de culture mais il était indispensable de connaître sa composition protéique. Les analyses électrophorétiques de l'hémolymphe des Insectes ont fait intervenir une série de techniques dont le travail de LAMY (1969) constitue une excellente étude historique. Les axes de recherches poursuivies par les différents auteurs ont trait essentiellement aux variations protéiques de l'hémolymphe en rapport avec la configuration chromosomique, la vitellogenèse ou l'état physiologique, ce dernier pouvant être consécutif à l'influence du cycle de développement et/ ou de facteurs externes du milieu.

II. Techniques.

1. Prélèvement de l'hémolymphe :

La patte métathoracique est sectionnée au niveau de la hanche et le liquide hémolympatique est recueilli dans un petit tube à essais dans lequel nous avons préalablement introduit quelques cristaux de phénylthiourée pour éviter la coagulation et du fluorure de sodium pour empêcher la mélanisation. L'extraction de l'hémolymphe est accélérée à l'aide d'une légère pression pratiquée sur l'abdomen de l'animal.

2. Fractionnement des protéines de l'hémolymphe :

Nous avons fait appel à deux techniques électrophorétiques :

a. Electrophorèse sur acétate de cellulose.

Les conditions expérimentales sont les suivantes :

Tampon véronal sodique à pH = 8,6 ; D D P = 200 volts ; temps 30 minutes.

Les bandes de cellogel sont colorées au rouge Ponceau à 5% décolorées à l'aide d'une solution d'acide acétique à 5%.

L'analyse quantitative des diverses fractions protéiques est réalisée par densitométrie.

b. Electrophorèse en gel de polyacrylamide :
'dix electrophoresis' de DAVIS et ORNSTEIN (1962).

Le gel de séparation contient 7,5% d'acrylamide à pH = 8,9. Le tampon utilisé est un tampon Tris-glycine à pH = 8,3. Le titrage des extraits protéiques est réalisé selon la technique de LOWRY et Coll. (1951). L'intensité du courant est de 2 mA par échantillon et le fractionnement dure 3 heures. Le front de migration est constitué par du bleu de bromophénol. Après migration, les protéines sont colorées au Coomassie Brilliant Blue R 250 en solution à 0,025%. Les gels sont décolorés à l'aide d'une solution comprenant :

Méthanol	: 6 volumes
Acide acétique	: 2 volumes
Eau distillée	: 14 volumes

III. Résultats.

Le titrage des protéines nous a permis de constater que la protéinémie est plus élevée chez la larve que chez l'imago. En effet la protéinémie du stade imaginal voisine 20mg/ml pour les deux sexes alors qu'elle est de 36,8mg/ml respectivement chez les derniers et avant derniers stades larvaires. Ceci est remarquable quand on sait que la protéinémie d'un serum humain est de l'ordre de 60mg/ml.

1. Electrophorèse sur acétate de cellulose :

a. Protéinogrammes des imagos mâle et femelle (Fig. 23).

Le nombre des protéines sanguines est de 7 chez le mâle et seulement 4 chez la femelle. D'après l'analyse des électrophorégrammes, on peut identifier chez le mâle 4 fractions protéiques principales et 3 secondaires ; chez la femelle, il existe 3 fractions principales et 1 secondaire ; de plus d'après les mobilités relatives des différentes bandes protéiques, les fractions manquantes chez la femelle seraient celles qui semblent correspondre aux fractions 6, 7 et 1 du mâle. Cette différence quantitative de la composition protéique de l'hémolymphe chez l'imago de *Pamphagus elephas* constitue un dimorphisme sexuel net du point de vue biochimique.

b. Protéinogramme des larves du dernier stade (Fig. 24).

Le nombre de fractions protéiques est de 5 chez la larve femelle dont 3 princi-

pales et seulement 3 chez la larve mâle dont 1 principale et 2 accessoires. Par rapport au stade imaginal c'est donc le phénomène inverse qui se produit ici. Là encore nous constatons l'existence d'un dimorphisme sexuel larvaire.

c. Protéinogramme d'imagos mâle et femelle malades (Fig. 25).

Nous avons tenté de voir par la technique d'électrophorèse les modifications des électrophorégrammes dans le cas d'hémolymphe provenant d'animaux malades. Nous constatons que le nombre de fractions protéiques diminue considérablement puisqu'il tombe à 4 chez le mâle et à 2 chez la femelle. De plus l'intensité des bandes protéiques est plus faible ce qui se traduit par des pics situés très en deçà de la normale.

La technique de l'électrophorèse sur cellogel est une technique dont le pouvoir de résolution est limité mais convient au serum humain où le nombre de fractions protéiques à séparer reste faible (Fig. 26). Chez les Invertébrés et les Insectes en particulier le nombre de fractions protéiques est généralement très élevé et peut être compris entre 15 et 20, parfois davantage. Aussi l'emploi d'une technique électrophorétique plus fine s'avère nécessaire.

C'est la raison pour laquelle nous avons été amené à effectuer des analyses électrophorétiques en gel de polyacrylamide.

2. Electrophorèse en gel de polyacrylamide.

a. Protéinogrammes des imagos mâle et femelle (Fig. 27a et b).

Chez la femelle le nombre de fractions migrant vers l'anode est de 15 dont 12 principales et 3 secondaires. Le protéinogramme du mâle présente 17 bandes dont 9 principales et 8 accessoires. Il existe donc bien une différence sexuelle quantitative et qualitative puisque par exemple la fraction 15 du protéinogramme femelle possède une mobilité relative unique.

b. Protéinogrammes des larves des derniers stades (Fig. 27c et d).

Le protéinogramme du dernier stade comprend 20 fractions alors que celui de l'avant dernier n'en possède que 16. Il y a donc là aussi une différence quantitative entre la composition de l'hémolymphe des stades larvaires.

FIGURE 23a

Electrophorégramme de l'hémolymphe de femelles matures

Les pics 2, 3 et 4 représentent les principales fractions protéiques.

D = dépôt

Pourcentage des différentes fractions : 1 = 3%
2 = 12%
3 = 21%
4 = 64%

FIGURE 23b

Electrophorégramme de l'hémolymphe de mâles matures

Les pics 4, 5, 6 et 7 représentent les principales fractions protéiques.

D = dépôt

Pourcentage des différentes fractions : 1, 2, 3 = 3%
4 = 11%
5 = 50%
6, 7 = 36%

Figures 23

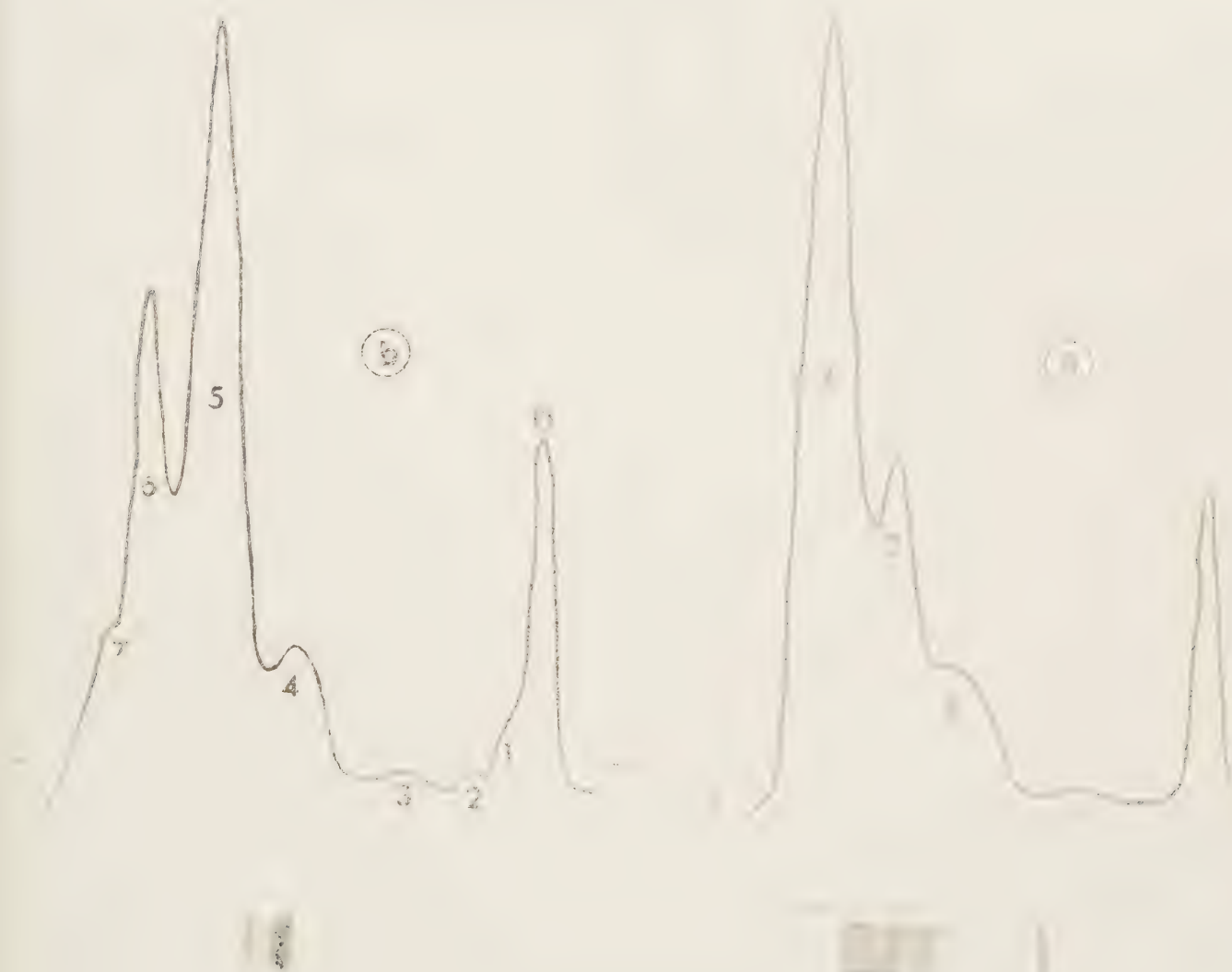


FIGURE 24a

Electrophorégramme de l'hémolymph de larves mâles du
dernier stade

D = dépôt

Pourcentage des différentes fractions :
1 = 14%
2 = 9%
3 = 77%

FIGURE 24b

Electrophorégramme d'hémolymph de larves femelles du
dernier stade

D = dépôt

Pourcentage des différentes fractions :

1	=	4%
2	=	4%
3	=	28%
4	=	36%
5	=	28%

Figures 24

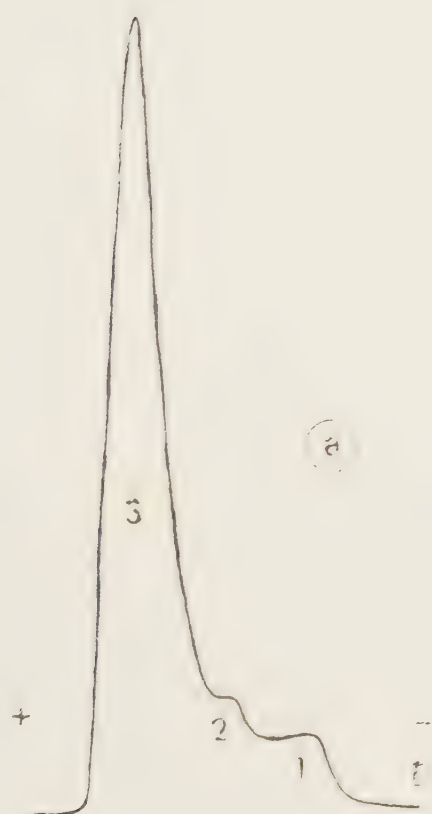


FIGURE 25a

Electrophorégramme de l'hémolymph de imagos femelles malades

D = dépôt

Pourcentage des différentes fractions : 1 = 10%

2 = 90%

FIGURE 25b

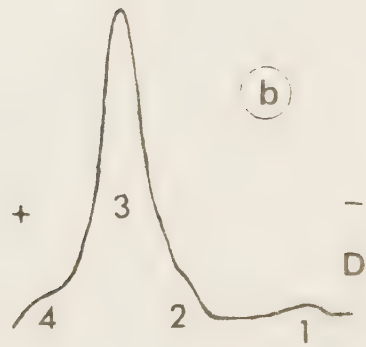
Electrophorégramme de l'hémolymph de imagos mâles malades

D = dépôt

Pourcentage des différentes fractions : 1 = 10%

2 + 3 + 4 = 90%

Figures 25



Electrophorégramme de serum humain

A : albumine

$\alpha_1, \alpha_2, \beta_1, \beta_2, \gamma$: globulines

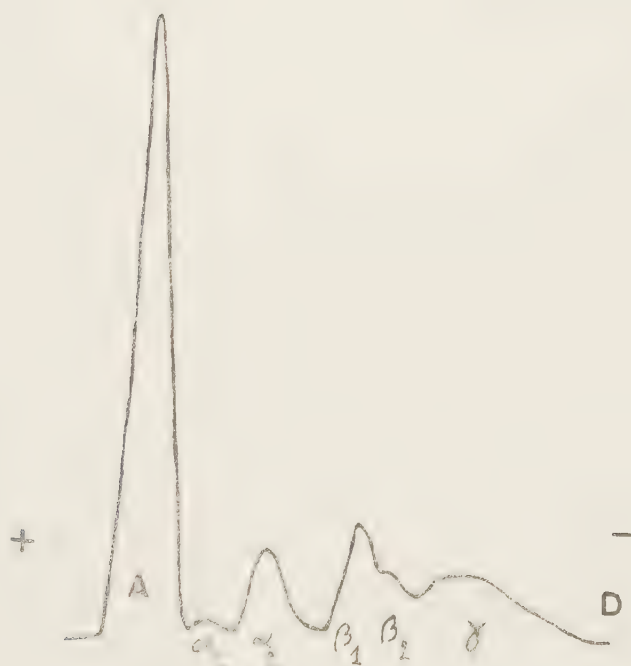


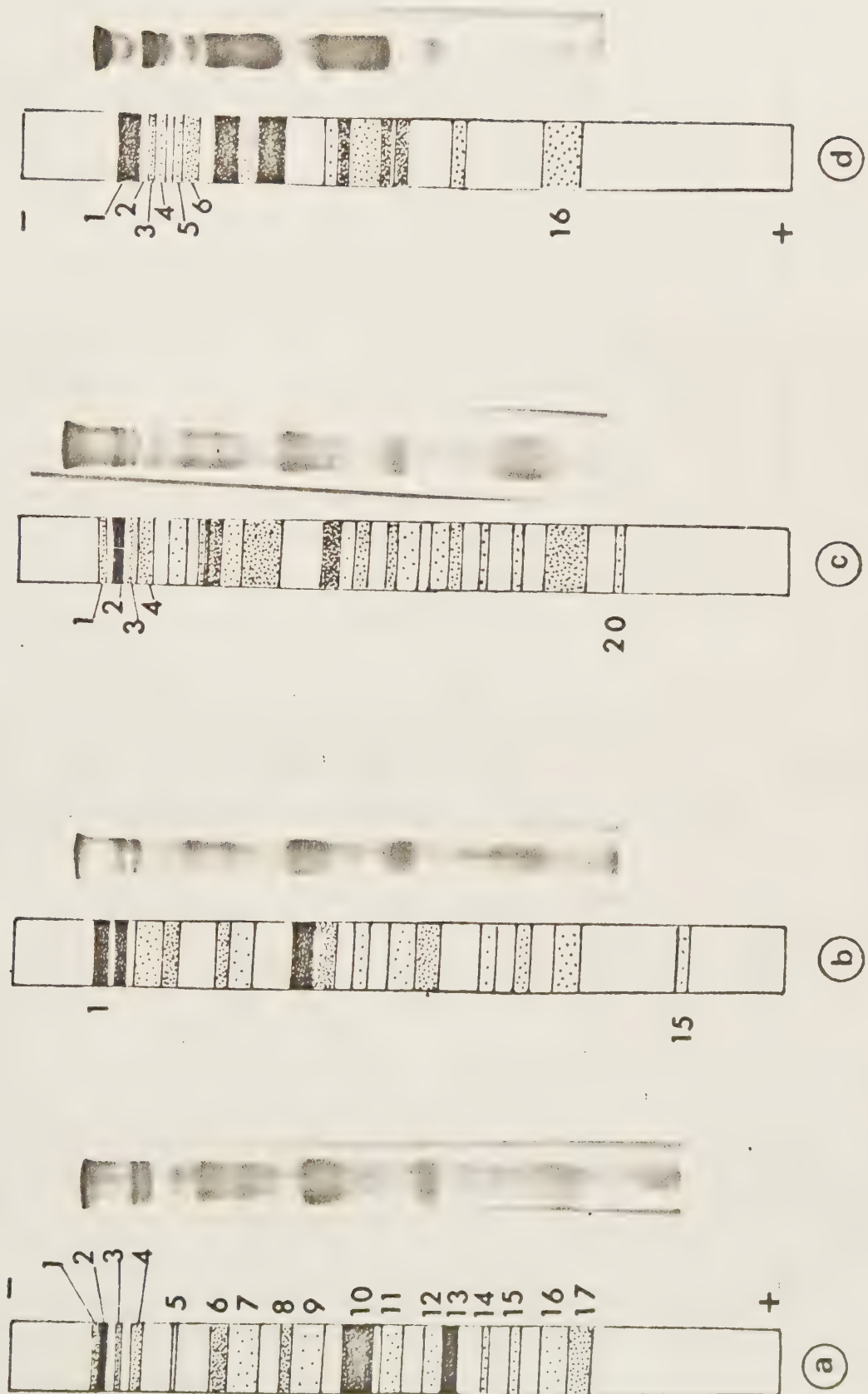
FIGURE 27

Electrophorèse sur gel de polyacrylamide : schémas interprétatifs
des électrophorégrammes de l'hémolymphe de *Pamphagus elephas* (L).

(La densité des fractions protéiques est proportionnelle à l'intensité de coloration).

- (a) : Electrophorégramme d'imagos mâles.
17 fractions protéiques sont identifiées.
- (b) : Electrophorégramme d'imagos femelles.
15 fractions protéiques sont identifiées.
- (c) : Electrophorégramme de larves du dernier stade.
20 fractions protéiques sont identifiées.
- (d) : Electrophorégramme de larves de l'avant dernier stade.
16 fractions protéiques sont identifiées.

Figure 27



IV. Conclusion.

L'étude électrophorétique sur acétate de cellulose et sur gel de polyacrylamide des protéines de l'hémolymphe de Pamphagus elephas nous a permis d'observer une variation de la protéinémie au cours des stades larvaires et imaginal. Nous avons pu constater que le nombre de fractions protéiques varie avec le stade de développement et avec le sexe à l'intérieur d'un même stade. C'est ainsi que chez la femelle, ce nombre est de 16 pour l'avant dernier stade larvaire, de 20 chez le dernier stade larvaire puis retombe à 15 au stade imaginal. Ces résultats sont comparables à ceux de LAVERDURE (1970) chez Tenebrio molitor, LAUGA (1970) chez Acheta domesticus et EASSA et Coll. (1972) chez Locusta migratoria. Chez le mâle de Pamphagus elephas, nous n'avons pas observé une chute du nombre des bandes protéiques au stade imaginal comme chez la femelle. Chez cette dernière l'absence de fractions protéiques qui sont par contre présentes chez la larve nous amène à penser que les protéines correspondantes sont incorporées dans les ovocytes.

L'existence d'une protéine vitellogène a été mise en évidence chez d'autres espèces d'Insectes (LAMY, 1967 et 1970), (LAVERDURE, 1970), (BENTZ et Coll., 1970, 1972) ; par contre l'existence d'un dimorphisme biochimique sexuel chez les Insectes est assez controversée. Nos résultats ont montré qu'il existe une différence quantitative nette entre mâle et femelle chez Pamphagus elephas et rejoignent ceux de MARTY et ZALTA (1966) chez Gryllus campestris, MARTY (1968) et EASSA et Coll. (1972) chez Locusta migratoria. Chez cette dernière espèce, BENTZ et Coll. (1970) n'ont pas pu mettre en évidence l'existence d'un tel dimorphisme sexuel.

QUATRIÈME PARTIE

Stade imaginal de Pamphagus elephas et Leucophaea maderae

CHAPITRE 7. Etude de l'imago de Pamphagus elephas.

A. ETUDE HISTOLOGIQUE ET HISTOCHIMIQUE DE L'APPAREIL GENITAL.

I. Introduction.

Des travaux anciens, il faut retenir la description, par ITO (1924), de l'appareil glandulaire chez diverses espèces. Plus récemment, LAUVERJAT (1965) effectua une étude histophysiologique et histochemique sur les voies génitales femelles chez quelques Acridiens. BASSOT et MARTOJA (1965, 1966) décrivent un tissu particulier, de type cartilagineux, entourant l'épithélium du canal éjaculateur de certains Orthoptères. La biométrie et l'histologie du système reproducteur, gonades, voies génitales, glandes annexes de Schistocerca gregaria, sont étudiées par AKHTAR et ASHRAFI (1966). Un peu plus tard, CANTACUZENE (1967) entreprend une étude histophysiologique des glandes annexes mâles chez deux Acridiens, Schistocerca gregaria et Locusta migratoria, puis ce même auteur (1968) s'intéresse aux modes d'associations des spermatozoïdes chez divers Orthoptères. Tout récemment, le contrôle de l'activité des glandes annexes mâles et de la spermatogenèse chez les Acridiens a fait l'objet d'expériences (CANTACUZENE, 1969).

Bien qu'un certain nombre de travaux aient été consacrés à l'étude de l'appareil génital des Orthoptères et principalement des Acridiens migrants, celui-ci reste imparfaitement connu et, à notre connaissance, aucun Pamphagidé n'a fait l'objet d'une étude descriptive ou expérimentale.

II. Techniques.

Pour déterminer le jour exact de la mue, les individus ont été triés et marqués, soit sur le pronotum, soit sur le fémur postérieur, à l'aide d'un crayon feutre, d'un point rouge s'il s'agit de femelles et d'un point bleu s'il s'agit de mâles. La dernière mue est une mue imaginale et donne un imago à ailes vestigiales, incapables au vol, bien que leur développement maximum soit atteint à ce stade.

L'appareil génital est isolé par dissection et fixé au liquide de BOUIN. Les animaux ont été sacrifiés au deuxième jour de l'intermue ; de plus, dans le cas du

mâle, l'appareil génital a été fixé un mois après la mue imaginaire, ceci afin de pouvoir classer les glandes annexes, car au deuxième jour de la vie imaginaire, l'état encore juvénile de ces glandes ne permet pas de distinguer les différents types glandulaires.

Les pièces ont été incluses dans de la paraffine et débitées en coupes de 7 microns d'épaisseur. Les coupes ont été colorées, pour l'étude topographique et histologique, par l'hématoxyline de GROAT et l'éosine en solution aqueuse. Pour mettre en évidence les organes d'origine ectodermique, canal éjaculateur, oviducte commun, glande accessoire, des coupes ont été colorées au tétrachrome de HERLANT (GABE, 1968).

D'autres techniques ont été utilisées :

- Pour la recherche des glucides, la méthode générale de HOTCHKISS - MC MANUS-LILLIE, à l'acide périodique-Schiff (APS), (MARTOJA et MARTOJA-PIERSON, 1967) ; la coloration au bleu alcian ainsi que les réactions combinées APS + bleu alcian (MONRY, 1956 ; VIALLE 1956), (GABE 1968).
- Pour la recherche des aminoacides, la méthode à l'alloxane-Schiff de YASUMA et ICHIKAWA (MARTOJA et MARTOJA-PIERSON, 1967) et la réaction à l'APS comme méthode signalétique des protides.

III. Etude de l'appareil génital mâle.

1. Anatomie (Figure 20)

L'appareil génital mâle de Pamphagus elephas est composé d'une paire de testicules jaunâtres, allongés, maintenus appliqués contre la face dorsale du canal alimentaire par du tissu adipeux et de nombreux troncs trachéens. Ces testicules sont pourvus d'une formation filamenteuse conjonctive, le filament terminal, qui s'étend jusqu'au niveau de la région antérieure du jabot. Deux canaux déférents extratesticulaires prennent naissance ventralement au niveau de l'extrémité postérieure des testicules, contournent la région postérieure du tube digestif, pour venir, ensuite, déboucher à la base des glandes annexes, dans la région antérieure du canal éjaculateur. Ces canaux déférents extratesticulaires se prolongent vers l'avant, sous les gonades, pour donner les canaux déférents intratesticulaires et se terminent vers l'arrière par deux extrémités en forme de massues. J'appellerai région antérieure celle qui correspond à l'avant de l'animal et région postérieure celle qui est située à l'arrière de l'animal. Il existe un ensemble de deux masses identiques de glandes annexes, la plupart translucides, chacune d'elles est formée par un ensemble de 16 tubules enchevêtrés dont les caractères histologiques et histochimiques sont précisés. Les spermiductes et les glandes annexes se continuent par un conduit médiant le canal éjaculateur. Enfin, une poche péniale entoure la

Figure 20

Pamphagus elephas. Appareil génital de l'imago mâle.

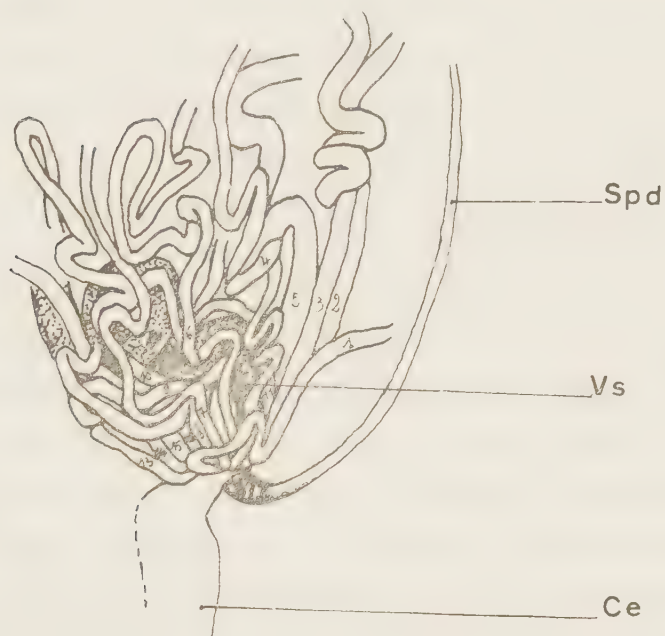


Légendes.

- ce : canal éjaculateur.
- ft : filament terminal.
- ga : glandes annexes.
- pp : poche péniale.
- p : pénis.
- sp : spermiducte.
- td : testicule droit.
- tr : troncs trachéens.

Figure 21

Glandes annexes du mâle (côté droit, région postérieure)



Ce: Canal éjaculateur

Spd: Spermiducte

Vs: Vésicule séminale

région postérieure du canal éjaculateur, ainsi que l'organe d'accouplement, le pénis.

Les mesures morphométriques de l'appareil génital ont été effectuées à l'aide du pied à coulisse. Pour mes petits organes, nous avons utilisé le micromètre oculaire. Les mesures qui suivent ont été obtenues à partir de deux imagos ; elles permettent de donner un ordre de grandeur, mais il existe certainement des variations individuelles. C'est ainsi que chez l'imago, le testicule a une longueur moyenne de 15,5mm et une largeur de 4mm environ. Chaque testicule est composé d'un nombre élevé de tubes séminifères, pyriformes et allongés, placés dans une disposition radiée autour du canal déférent intratesticulaire. J'ai pu compter jusqu'à 1500 follicules testiculaires par testicule, alors que chez Schistocerca gregaria, le nombre de follicules testiculaires est compris entre 113 et 150 (AKHTAR et ASHRAFI, 1966). La longueur d'un follicule testiculaire peut atteindre 1,20mm, et la largeur moyenne ne dépasse guère 0,20mm. Les follicules testiculaires prennent naissance au niveau du canal déférent intratesticulaire avec lequel ils entrent en communication par l'intermédiaire d'un canal très court : le canal déférent. La longueur moyenne du canal déférent intratesticulaire est de 11,20mm et le diamètre de 0,30mm environ. Les canaux déférents extratesticulaires sont deux cordons blanchâtres, cylindriques, enveloppés par un tissu adipeux. La longueur de chacun d'eux atteint 13,5mm et leur diamètre est voisin de 0,15mm en moyenne. Leurs extrémités postérieures sont pelotonnées et ont un diamètre moyen de 0,57mm.

Les glandes annexes non déroulées peuvent atteindre une longueur de 15,80mm. Leur diamètre externe varie entre 0,22mm et 0,52mm en moyenne ; leur teinte peut être blanchâtre, jaune ou jaunâtre. L'une de ces glandes, dont le diamètre externe est de 0,69mm environ et la teinte jaune-orange, fait fonction de vésicule séminale (Figure 21). Le canal éjaculateur possède une longueur de 3,5mm et un diamètre moyen de 0,62mm.

2. Histologie (Planches 13 à 16)

a. Testicule.

En coupe transversale le testicule présente de l'extérieur vers l'intérieur :

- Des tubes séminifères, entourés souvent par du tissu adipeux,
- Un segment axial, cylindrique, le canal déférent intratesticulaire ou segment intratesticulaire.

Les tubes séminifères sont constitués par une série de massifs cellulaires ou cystes. Chaque cyste contient des cellules qui sont toutes au même stade formant

des groupes isogéniques. Chaque tube séminifère est entouré par une membrane conjonctive. Souvent, une enveloppe adipeuse, unistratifiée, à noyaux ronds, vient s'appliquer contre la membrane mince, mais bien visible autour des masses cellulaires les moins évolués.

Les différents tubes séminifères convergent vers un conduit central, le canal déférent intratesticulaire. Celui-ci est formé par un épithélium cylindrique, unistratifié, avec noyaux volumineux et limites cellulaires non distinctes. Dans sa lumière, il existe une sécrétion éosinophile dans laquelle sont noyées des têtes spermatisques groupées. À l'intérieur du tube séminifère, ces spermatozoïdes ne sont pas disposés au hasard, mais sont groupés par petits paquets. Ces associations de gamètes mâles se retrouvent d'ailleurs dans les voies déférentes : segment intratesticulaire, spermiducte, vésicule séminale. De telles associations, chez certains Acridiens, ont été qualifiées de spermatodesmes par CANTACUZENE (1968).

À l'extrémité proximale de nombreux follicules testiculaires, il existe des formations sans limites cellulaires nettes et dont le chromatine, fortement éosinophile, est périphérique et dense. Parfois, certaines de ces formations se vacuolisent. Nous avons attribué un tel phénomène à des dégénérescences cellulaires dont nous ignorons encore les causes. Il sera intéressant de préciser le mécanisme de ces dégénérescences cellulaires.

Les tubes séminifères entrent en communication avec le canal déférent intratesticulaire, par l'intermédiaire de segments très courts dont la structure est semblable à celle du canal déférent dans lequel ils débouchent.

Le segment intratesticulaire est constitué d'un épithélium unistratifié limité par une membrane basale. Les noyaux, granuleux, occupent la partie basale de la cellule. Cet épithélium est doublé d'une assise conjonctive pluricellulaire.

En coupe transversale, le spermiducte (Fig. 3) est constitué d'un épithélium prismatique d'apparence pluristratifiée et repose sur une membrane basale. Les noyaux des cellules épithéliales sont rejetés vers la périphérie. Cet épithélium est presque toujours entouré par des cellules adipeuses. Sa lumière ne dépasse guère 0,90mm suivant le grand axe. Au deuxième jour de la vie imaginaire, on observe déjà la présence de têtes spermatisques dans la lumière du spermiducte, alors que la vésicule séminale en est dépourvue et n'est pas reconnaissable.

En s'adressant à un imagé d'un mois, temps pendant lequel la vésicule séminale s'est différenciée (épithélium maintenant unistratifié), on peut constater la présence de spermatozoïdes dans la lumière de cette dernière. La production de gamètes mâles n'implique donc pas nécessairement un état fonctionnel de la vésicule séminale, d'autant plus que la spermatogenèse est parfois précoce et a lieu chez certains individus du dernier stade larvaire.

b. Glandes annexes :

Au deuxième jour de la vie imaginaire, les 16 tubules de l'ensemble glandulaire droit et gauche, ne présentant pas de différences morphologiques et histologiques notables permettant d'en faire une classification. Par exemple, il n'est pas possible de distinguer, à ce stade, avec certitude, la vésicule séminale des autres glandes annexes. En effet, des coupes transversales (Fig. 4) montrent que ces glandes sont constituées d'un épithélium prismatique à noyaux ovalaires et chromatine granuleuse. La lumière de ces angles, dont le diamètre n'a pas encore atteint une dimension importante, ne renferme aucune sécrétion. L'épithélium est doublé d'une membrane conjonctive fine, à noyaux petits et très aplatis et qui sont visibles dans certains cas seulement. Certaines sections sont limitées extérieurement par une assise musculaire pluricellulaire. Rarement, on peut observer des cellules adipeuses localisées autour de quelques sections : on aurait là la future vésicule séminale fonctionnelle (Fig. 5).

Un mois après la mue imaginaire, nous observons les transformations suivantes (Fig. 6 à 14) :

- Apparition de sécrétions dans la lumière des glandes.
- L'épithélium devient unistratifié.
- La lumière des glandes devient importante.
- La vésicule séminale est fonctionnelle et sa lumière est remplie de paquets spermatiques.

Après ce laps de temps, il devient possible de distinguer les différents types de glandes annexes. J'ai séparé par dissection fine, chacun des 16 tubules et les ai fixés séparément ; certains d'entre eux paraissent homologues. Nous avons pu alors distinguer, du point de vue histologique et de la morphologie de la sécrétion, 9 types glandulaires (Fig. 6 à 14).

Type glandulaire I : il est constitué par la seule glande 1 ; l'épithélium est cubique et doublé d'une assise musculaire importante. Ce type glandulaire est également caractérisé par l'absence de sécrétion dans la lumière de la glande (Fig. 7). Toutefois, la région tout à fait postérieure de cette glande, peut renfermer des traces de sécrétion.

Type glandulaire II : il comprend les glandes 2, 8, 9, 14, 15 et 16 ; l'épithélium est cubique et repose sur une membrane basale fine. La sécrétion est homogène et fortement éosinophile (Fig. 7 et 11).

Type glandulaire III : il est constitué par la glande 6 ; celle-ci a un épithélium prismatique, d'apparence pluristratifiée ; la lumière de la glande contient deux types de sécrétion : la première est plus ou moins centrale, elle est hétérogène et présente des plages claires résultant de la dissolution des lipides ; l'autre est homogène et latérale (Fig. 8 et 12).

Type glandulaire IV : il comprend la glande 3 ; l'épithélium est prismatique et d'apparence pluristratifiée ; la sécrétion est centrale et homogène (Fig. 8).

Type glandulaire V : il comprend la glande 5 ; l'épithélium est cubique et unistratifié. La lumière contient une trame de sécrétion remplissant presque la totalité de celle-ci (Fig. 11).

Type glandulaire VI : il est représenté par les glandes 7, 10 et 11 ; l'épithélium est cubique et unistratifié ; il repose sur une membrane basale conjonctive à noyaux très aplatis ; la lumière est presque entièrement remplie d'une sécrétion hétérogène (Fig. 10).

Type glandulaire VII : il est constitué par la glande 4 ; l'épithélium est prismatique et d'apparence pluristratifiée ; la lumière contient une sécrétion latérale, sphérique et finement granuleuse (Fig. 6 et 12).

Type glandulaire VIII : il est constitué par la glande 13 ; l'épithélium est prismatique et d'apparence pluristratifié ; la lumière contient une sécrétion latérale, dense (Fig. 9).

Type glandulaire IX : il est représenté par la glande 12, c'est à dire, la vésicule séminale (Fig. 13 et 14). Cette vésicule séminale présente deux structures distinctes suivant la région considérée. La lumière de la région moyenne est remplie entièrement de paquets spermatiques ; de plus, l'épithélium est prismatique, unistratifié avec bordure en brosse (Fig. 13). La région postérieure présente une section circulaire, un épithélium cubique, unistratifié, avec bordure également en brosse ; la lumière ne contient qu'un nombre réduit de spermatozoïdes et l'épithélium est limité extérieurement par une assise musculaire importante (Fig. 14).

Les principaux caractères histochimiques des différentes glandes sont résumés dans le tableau 17.

c. Canal éjaculateur.

Au deuxième jour de la vie imaginaire, les différents tissus qui constituent le canal éjaculateur paraissent compacts et très serrés. Cependant, on peut voir que ce dernier présente, de l'intérieur vers l'extérieur (Fig. 15) :

PLANCHE 13

Appareil génital mâle

- Figure 1. Coupe longitudinale dans le testicule de l'imago âgé de deux jours. AC : assise conjonctive ; CD : cellules dégénérées ; CE : canaux efférents ; E : épithélium du segment intratesticulaire ; L : lumière du segment intratesticulaire. (Coloration GROAT-éosine).
- Figure 2. Tube séminifère en coupe plus ou moins longitudinale. CED : cellules en voie de dégénérescence ; CS : cyste à spermatocyte ; CT1 : cyste à spermatides jeunes ; CT2 : cyste à spermatides âgées ; CZ : cyste à spermatozoïdes ; PC : paroi du cyste ; PF : paroi du follicule testiculaire. (Coloration à l'alloxane-SCHIFF).
- Figure 3. Coupe transversale dans le spermiducte d'un imago âgé de 2 jours. E : épithélium du spermiducte ; MB : membrane basale ; L : lumière du spermiducte ; SZ : spermatozoïdes ; TA : tissu adipeux. (Coloration GROAT-éosine).
- Figure 4. Coupe transversale dans les glandes annexes mâles d'un imago âgé de 2 jours. AM : assise musculaire ; E : épithélium d'une glande annexe ; L : lumière d'une glande annexe. (Coloration GROAT-éosine).
- Figure 5. Même préparation. E : épithélium d'une glande annexe ; L : lumière d'une glande annexe ; MB : membrane basale. (Coloration à l'APS).

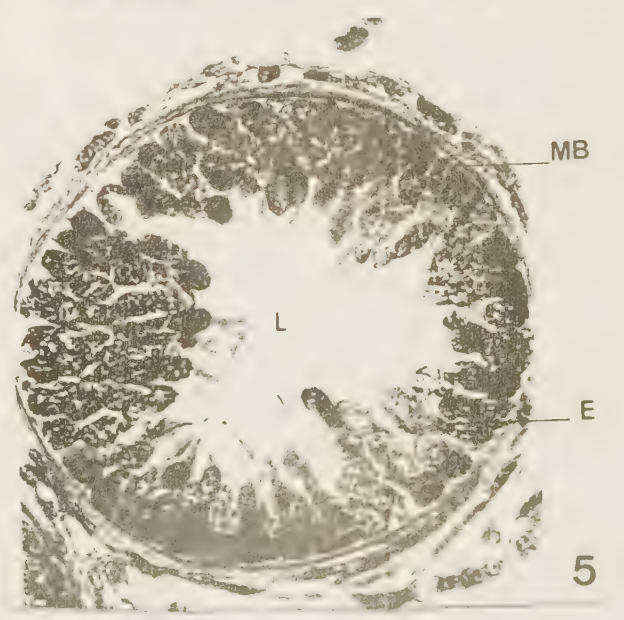
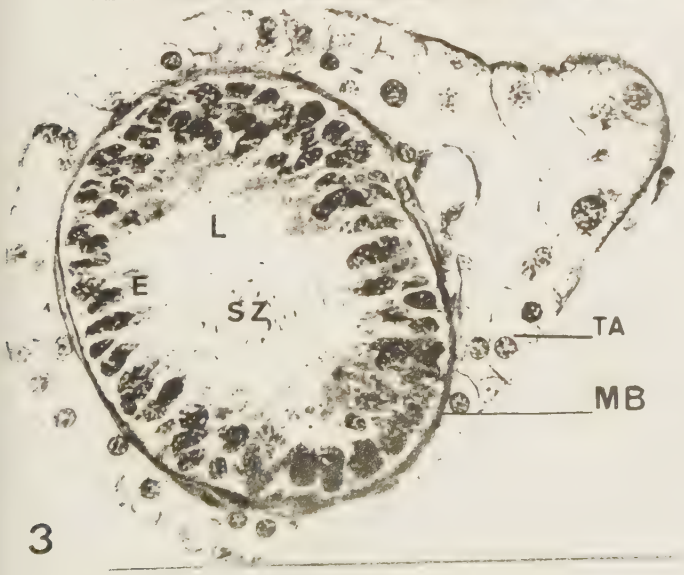
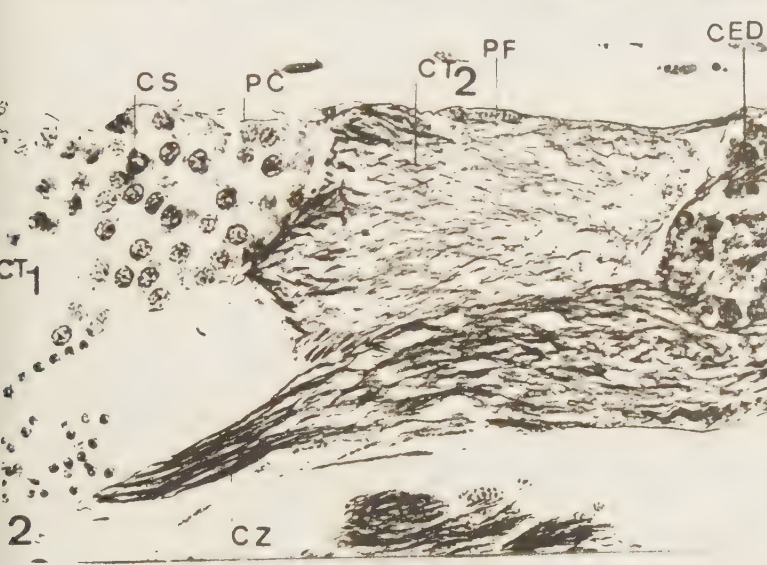
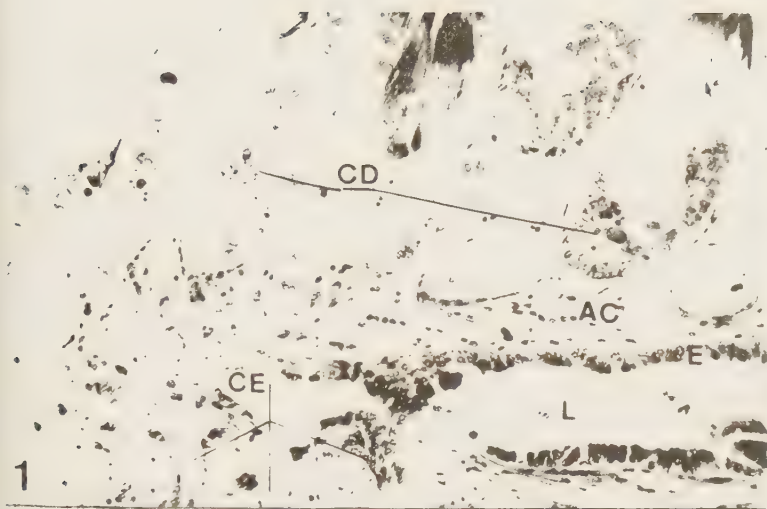


PLANCHE 14

Appareil génital mâle (suite)

Figure 6. Coupe transversale dans les glandes annexes mâles d'un imago âgé de 30 jours. IV et VII : types glandulaires IV et VII ; L : lumière de la glande annexe ; S : sécrétion. (Coloration GROAT-éosine).

Figure 7. Même préparation. II : type glandulaire II ; S : sécrétion. (Coloration GROAT-éosine).

Figure 8. Même préparation. III : type glandulaire III ; L : lumière de la glande annexe ; P : plage claire résultant de la dissolution des lipides ; S : sécrétion. (Coloration GROAT-éosine).

Figure 9. Même préparation. VIII : type glandulaire VIII ; L : lumière ; S : sécrétion. (Coloration GROAT-éosine).

Figure 10. Même préparation. VI : type glandulaire VI ; S : sécrétion. (Coloration GROAT-éosine).

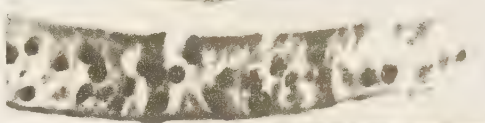
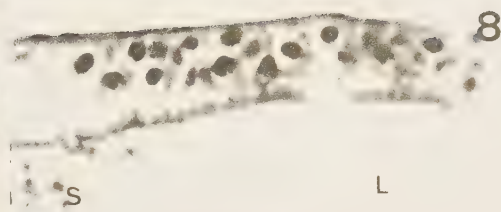
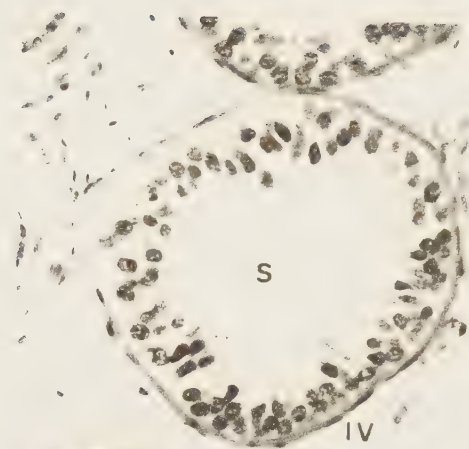


PLANCHE 15

Appareil génital mâle (suite)

Figure 11. Coupe transversale dans les glandes annexes mâles d'un imago âgé de 30 jours. I : type glandulaire I ; II : type glandulaire II ; V : type glandulaire V ; E : épithélium ; L : lumière ; MB : membrane basale ; S : sécrétion. (Coloration GROAT-éosine).

Figure 12. Même préparation. III : type glandulaire III ; VII : type glandulaire VII ; MB : membrane basale ; S : Sécrétion. (Coloration GROAT-éosine).

Figure 13. Coupe transversale dans la région moyenned'une vésicule séminale d'un imago âgé de 30 jours. IX : type glandulaire IX ; E : épithélium de la vésicule séminale ; L : lumière ; MB : membrane basale ; PS : paquets spermatiques. (Coloration GROAT-éosine).

Figure 14. Coupe transversale dans la région postérieure de la vésicule séminale d'un imago âgé de 30 jours. AM : assise musculaire ; BR : bordure en brosse ; E : épithélium ; L : lumière ; SZ : spermatozoïdes. (Coloration GROAT-éosine).

Figure 15. Coupe transversale dans la région antérieure du canal éjaculateur d'un imago âgé de 2 jours. GA : glandes annexes ; E : épithélium du canal éjaculateur ; L : lumière du canal éjaculateur ; TC : tissu conjonctif compact. (Coloration GROAT-éosine).

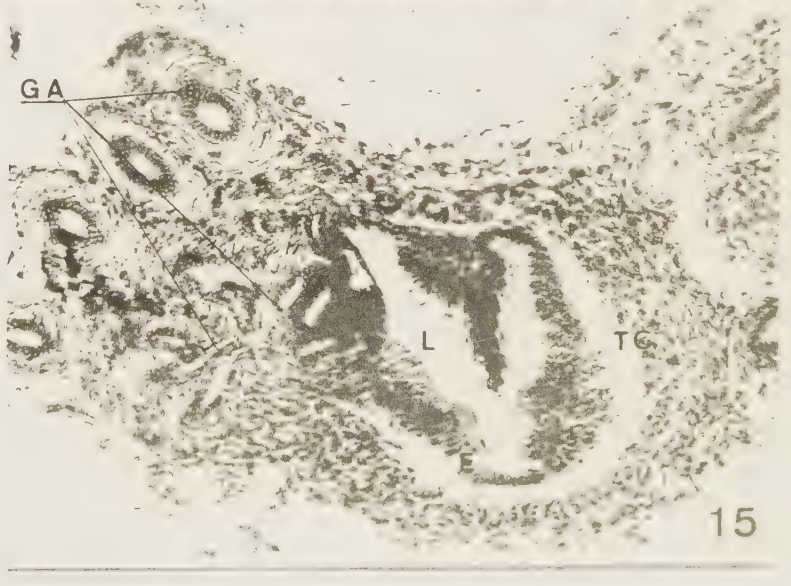
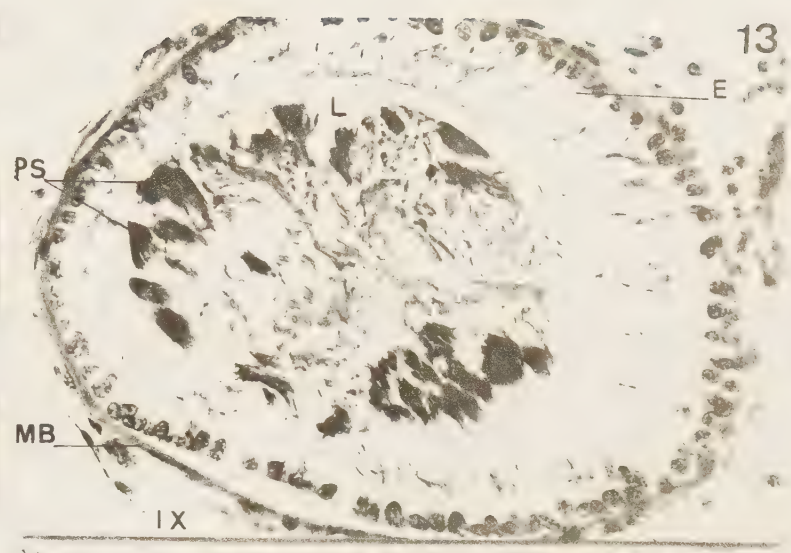
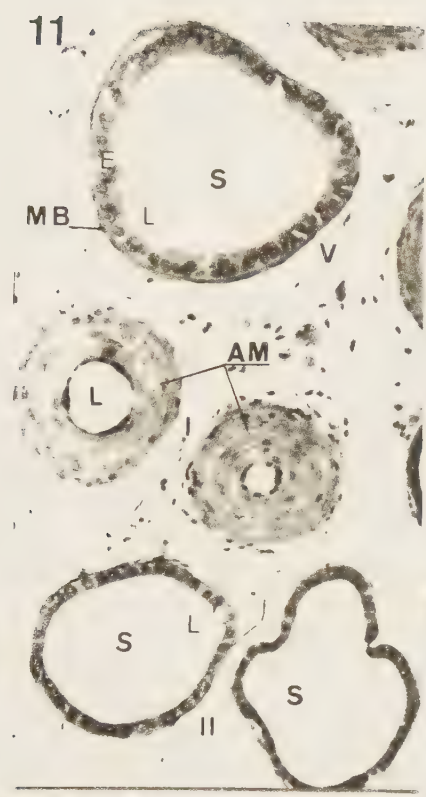


PLANCHE 16

Appareil génital mâle (suite)

Figure 16. Coupe transversale dans la région moyenne du canal éjaculateur d'un imago âgé de 30 jours. E : épithélium du canal éjaculateur ; (flèches) : capsules ; L : lumière du canal éjaculateur ; SI : substance interstitielle ; TC : tissu conjonctif compact. (Coloration GROAT-éosine).

Figure 17. Même préparation. D : région dorsale ; G : gouttière ; L : lumière du canal éjaculateur ; V : région ventrale. (Coloration au bleu alcian).

Figure 18. Coupe transversale dans la région postérieure du canal éjaculateur d'un imago de 30 jours. Remarquer l'importance de la gouttière (G) ; D : région dorsale ; V : région ventrale. (Coloration GROAT-éosine).

Figure 19. Même préparation. Au fur et à mesure que l'on se rapproche de la zone de passage entre le canal éjaculateur et le pénis, la gouttière (G) devient de plus en plus importante, en même temps, la lumière (L) du canal éjaculateur diminue. (Coloration GROAT-éosine).

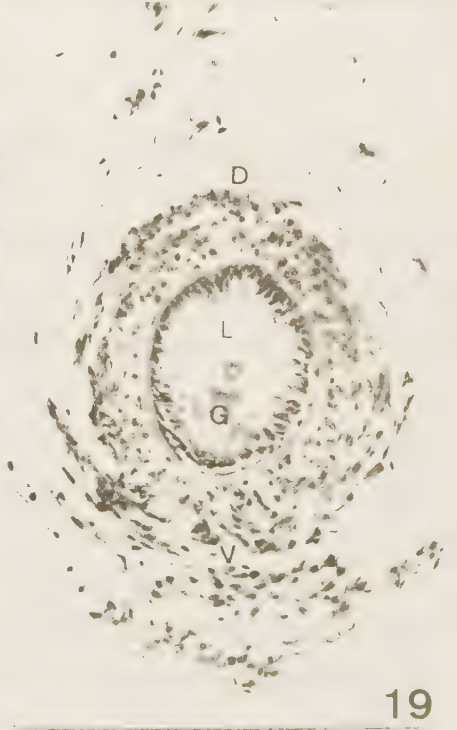
16



17



18



19

- Une lumière aplatie, tapissée d'une cuticule assez épaisse.
- Un épithélium prismatique à limites cellulaires non distinctes.
- Un tissu conjonctif compact, qualifié de cartilagineux par BASSOT et MARTOJA (1965), chez *Locusta migratoria*.
- Un tissu hétérogène (muscles, trame conjonctive, trachées) enveloppe le tissu de type cartilagineux.

Un mois après la mue imaginale, nous assistons aux transformations suivantes (Fig. 16) :

- La lumière devient plus importante.
- Les cellules épithéliales voient leur contour se préciser. Au niveau de la région moyenne du canal, les parois dorsale et ventrale sont extrêmement minces; si bien que les cellules y font défaut, autrement dit, la lumière se trouve presque en contact direct avec le tissu compact.
- Le tissu conjonctif compact présente des capsules très nettes, renfermant chacune un ou plusieurs noyaux. Ces capsules se trouvent noyées dans une substance interstitielle très dense.

L'anatomie microscopique du canal éjaculateur présente des modifications topographiques notables suivant les régions (fig. 17 à 19)

3. Histochimie.

a. Testicule.

La réaction au bleu alcian est positive (présence de mucopolysaccharides acides) pour la membrane basale qui limite l'épithélium du segment intratesticulaire et du canal éfferent. Elle est faiblement positive pour la trame de sécrétion située dans la lumière du segment intratesticulaire. Par contre, cette trame de sécrétion est colorée en rose par l'alloxane-Schiff (présence de protéines contenant des groupements NH₂ terminaux).

La réaction combinée, bleu alcian + APS, est positive (présence de mucopolysaccharides acides et de mucopolysaccharides neutres, ainsi que d'autres composés APS positifs) pour la membrane du follicule testiculaire, la sécrétion contenue dans la lumière du segment intratesticulaire, la membrane basale et le tissu conjonctif entourant ce dernier. La réaction de l'APS est fortement positive pour la membrane des follicules testiculaires, la trame de sécrétion du canal intratesticulaire, la paroi apicale des cellules épithéliales ; la membrane basale ainsi que le tissu conjonctif qui entoure le canal (Tableau 16).



Tableau 16

Principaux caractères histochimiques du testicule chez l'imago de 2 jours

	Membrane du tube séminifère	Paroi cystique	membrane basale du canal éférent	Canal déférent intratesticulaire		
				Sécrétion (contenue dans la lumière)	Membrane basale de l'épithélium	Tissu conjonctif périphérique
APS	-	+	++	++	++	++
Bleu alcian	++	+	+	-	+	+
APS + Bleu alcian	+	+	++	++	++	++
Alloxane-Schiff	++	+	++	++	++	++

++ : Fortement positif
 + : Positif
 + : Faiblement positif
 - : Absence de coloration (résultat négatif)

b. Voies génitales.

Les sécrétions des glandes annexes ♂ sont colorables, à des degrés divers, par les réactions suivantes (Tableau 17) :

- Acide périodique-Schiff,
- Bleu alcian,
- Acide périodique-Schiff + Bleu alcian,
- Alloxane-Schiff.

Le canal éjaculateur ne renferme aucune sécrétion, bien que les tissus qui le composent soient colorables par les méthodes histochimiques employées. C'est ainsi que la substance interstitielle du tissu conjonctif compact présente une réaction fortement positive pour l'APS, l'alloxane-Schiff et la réaction combinée APS + bleu alcian. Il en est de même pour la cuticule. L'épithélium est colorable par la réaction à l'alloxane-Schiff.



Caractéristiques des glandes annexes mâles et histochimie de leur sécrétion

N° des glandes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Couleur	f	b	b	b	j	j	j	b	b	f	b	J-O	b	b	b	b
Diamètre externe (en mm)	0,22	0,35	0,35	0,28	0,52	0,35	0,40	0,30	0,30	0,30	0,50	0,69	0,35	0,30	0,35	0,30
Épithélium	C	C	P	P	C	P	C	C	C	C	C	—	P	—	C	C
Morphologie de la sécrétion	—	Hm	Hm	Hm	Hm	Ht	Ht	Hm	Hm	Ht	Ht	—	Hm	Hm	Hm	Hm
Type glandulaire	I	II	IV	VII	V	III	VI	II	II	VI	VI	IX	VIII	II	II	II
APS	—	+	+	±	+	+	+	+	+	±	+	—	+	+	+	+
Bleu alcian	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
APS + bleu alcian	—	+	+	—	+	+	+	+	+	±	±	—	+	—	—	—
Alexane-Schiff	—	+	+	—	+	+	+	+	+	±	±	—	+	—	—	—

J : jaune ; j : jaunâtre ; b : blanchâtre ; J-O : jaune-orange ; C : cubique ; P : prismatique ; Hm : homogène ; Ht : hétérogène ;



IV. Etude de l'appareil génital femelle :

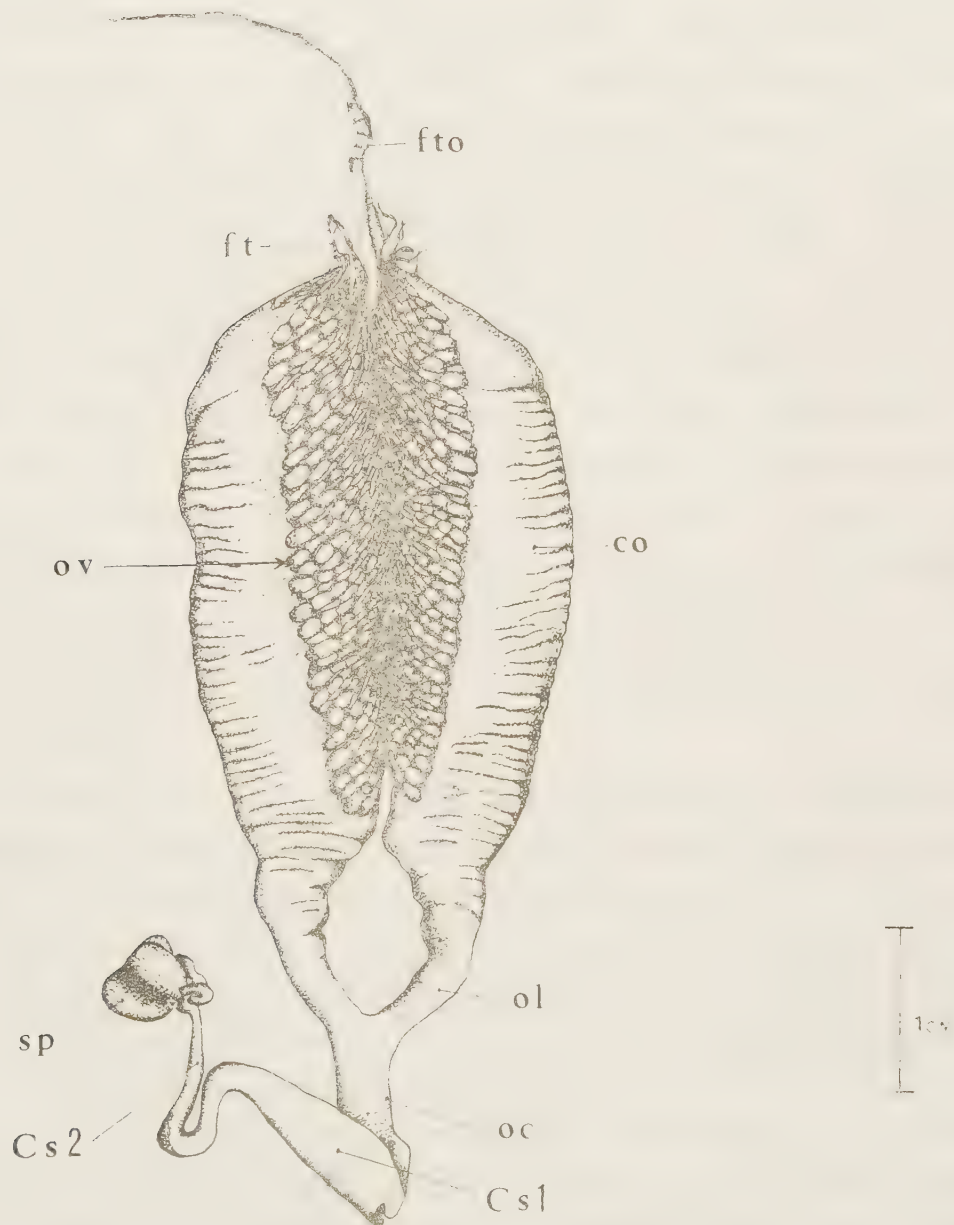
1. Anatomie (Figure 22).

L'appareil génital femelle comprend deux ovaires dont la longueur est d'environ 26mm et la largeur moyenne de 3,3mm. Chacun de ces deux ovaires est formé par un faisceau d'ovarioles du type panoïstique, chaque ovariole étant constituée d'une série d'ovocytes, entouré chacun par une seule assise de cellules folliculaires. Le nombre d'ovarioles par ovaire est voisin de 270. La longueur moyenne de l'ovariole est de 2,5mm, filament terminal non compris. L'ensemble des filaments terminaux des ovarioles convergent vers l'avant pour donner le filament terminal des ovaires. Le nombre d'ovocytes par ovariole est généralement compris entre 8 et 11. Au moment de la mue imaginale, le plus grand ovocyte, celui qui se trouve le plus proche du calice ovarien, possède une longueur moyenne de 1mm et une section égale à 0,4mm, alors qu'un oeuf qui vient d'être pondue à une longueur de 7mm et un diamètre de 1,8mm. Cette différence correspond à l'accroissement par mise en place des réserves, depuis le début de la vie imaginale jusqu'à la maturité sexuelle.

A chaque ovaire fait suite un oviducte latéral dont la longueur est de 13,6mm et le diamètre varie du double au triple selon la région considérée. C'est ainsi que le diamètre moyen de la région antérieure est de 1,9mm alors que celui de la région postérieure est de 0,6mm. Les deux oviductes latéraux se réunissent en un oviducte impair commun, dont la longueur est de 5,7mm et le diamètre de 0,8mm et la sortie duquel aboutit une glande accessoire, formée d'un conduit et d'une spermathèque. Le conduit est plus ou moins contourné et constitue le canal de la spermathèque ; sa longueur est de 22mm environ, sa section est très variable, elle est de 2mm pour la région postérieure et de 0,2mm pour la région antérieure. L'extrémité antérieure du canal se termine par une dilatation réniforme : la spermathèque. Celle-ci mesure 2,6mm de diamètre suivant le grand axe et 1,5mm suivant le petit axe. Enfin la glande accessoire déroulée a une longueur de 24mm. Il faut noter que toutes ces mesures ont été effectuées au deuxième jour de la vie imaginale.



Pamphagus elephas. Appareil génital de l'imago femelle.



- CO : calice ovarien.
 Cs1 : région postérieure du canal de la spermathèque.
 Cs2 : région antérieure du canal de la spermathèque.
 FT : filaments terminaux des ovarioles.
 FTO : filament terminal de l'ovaire.
 OC : oviducte commun.
 OL : oviducte latéral.
 OV : ovariole.
 SP : spermatheque.



2. Histologie (Planches 17 et 18)

Au deuxième jour de la mue imaginale, des coupes effectuées dans l'ovaire (Fig. 20 à 22) montrent que celui-ci est formé d'une série d'ovarioles renfermant des ovocytes et se termine par un segment très court, le pédicule de l'ovariole, qui aboutit dans un vaste conduit : le calice ovarien. Chaque ovocyte est entouré d'un épithélium unistratifié à noyaux ronds et chromatine granuleuse, l'épithélium folliculaire qui est limité extérieurement par une paroi épaisse : la paroi de l'ovariole. Le cytoplasme ovocytaire est homogène et granuleux et renferme un noyau généralement sphérique, central à chromatine en réseau hétérogène (Fig. 22). La paroi de l'ovariole est entourée par quelques cellules conjonctives. Le pédicule de l'ovariole (Fig. 21) est constitué d'un épithélium unistratifié, cylindrique, avec noyaux peu colorables. En coupe longitudinale, les ovocytes se présentent sous la forme d'un chapelet (Fig. 20), entouré par une enveloppe (péritonium de AKHTAR et ASHRAFI, 1966) d'origine conjonctive. Cette enveloppe de l'ovariole est réduite chez les larves à quelques noyaux allongés. La formation de la paroi de l'ovariole est donc tardive par rapport à celle des noyaux. Cette paroi est enveloppée à son tour par quelques cellules conjonctives à noyaux généralement arrondis (Fig. 21) et vers l'avant, en s'amincissant, donne naissance au filament terminal de l'ovariole. Au deuxième jour de la vie imaginale, il n'existe pas encore d'ovocytes dans le calice ovarien.

Le calice ovarien (Fig. 21 et 22) comprend un épithélium prismatique avec cellules en colonnes et noyaux volumineux et denses, occupant presque la totalité de la cellule. Cet épithélium présente des villosités de taille et de forme variables dont la plupart sont situées du côté des ovarioles. L'intérieur des plis délimités par les villosités est occupé par un tissu conjonctif lâche. La lumière de ce calice, dont la surface de contact se trouve considérablement augmentée par les villosités, ne renferme aucun type de sécrétion.

La structure de l'oviducte latéral (Fig. 23) est semblable dans l'ensemble à celle du calice. En effet, l'oviducte latéral comprend un épithélium unistratifié avec cellules columnnaires et noyaux à sections rectangulaires. Mais l'anatomie microscopique des oviductes latéraux, comme celle de l'oviducte commun, varie selon la région considérée. C'est ainsi que la région antérieure de l'oviducte latéral présente une section ovale, munie de villosités épithéliales parfois régulières et profondes, alors que la région postérieure possède une section plus aplatie et des villosités épithéliales peu profondes et rappelle d'avantage l'aspect de l'o-





PLANCHE 17

Appareil génital femelle

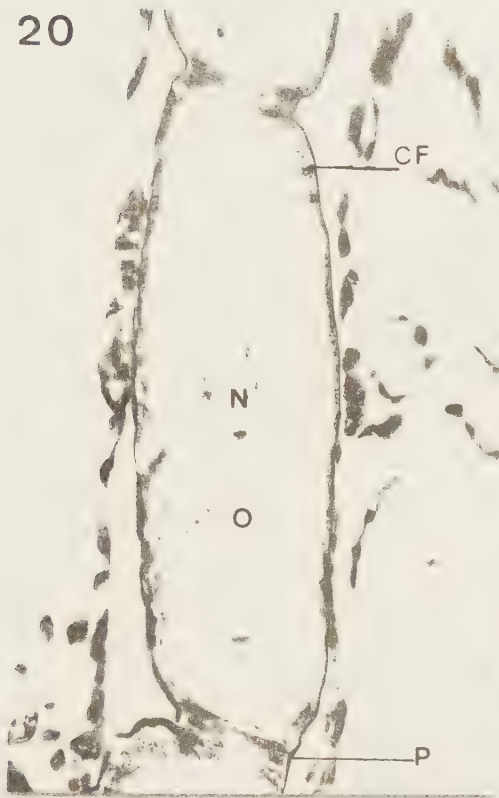
Figure 20. Région moyenne d'un ovariole, en coupe longitudinale, d'un imago âgé de 2 jours. CF : cellules folliculaires ; N : noyau ; C : ovocyte ; P : paroi de l'ovariole. (Coloration à l'APS).

Figure 21. Région d'abouchement de l'ovariole et du calice ovarien. CF : cellules folliculaires ; E : épithélium du calice ovarien ; L : lumière du calice ovarien ; P : paroi de l'ovariole ; PO : pédicule de l'ovariole ; O : ovocyte ; VE : villosités épithéliales du calice ovarien. (Coloration GROAT-éosine).

Figure 22. Coupe transversale dans l'ovaire d'un imago âgé de 2 jours. CF : cellules folliculaires ; L : lumière du calice ovarien ; N : noyau ; O : ovocyte ; P : paroi de l'ovariole ; TC : tissu conjonctif compact ; VEC : villosités épithéliales du calice ovarien. (Coloration GROAT-éosine).

Figure 23. Région antérieure, en coupe transversale, de l'oviducte latéral. ACM : assise conjonctivo-musculaire ; L : lumière de l'oviducte ; VEO : villosités épithéliales de l'oviducte. (Coloration à l'APS).

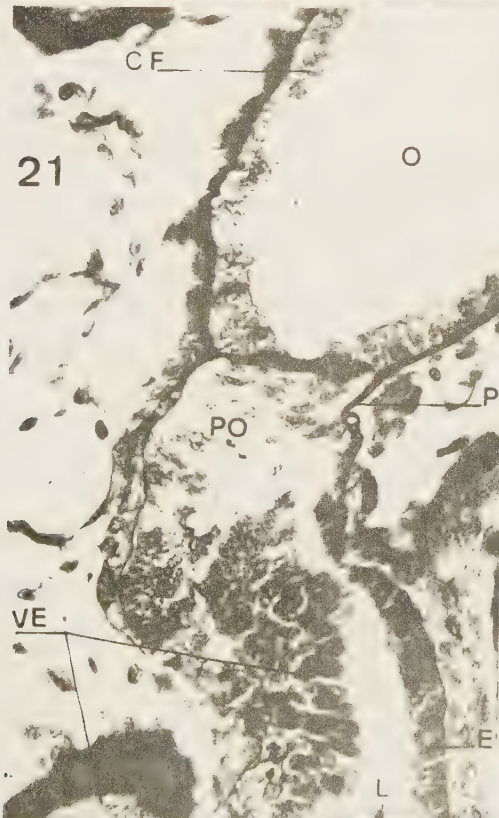
20



22



21



ACM

VEO

23

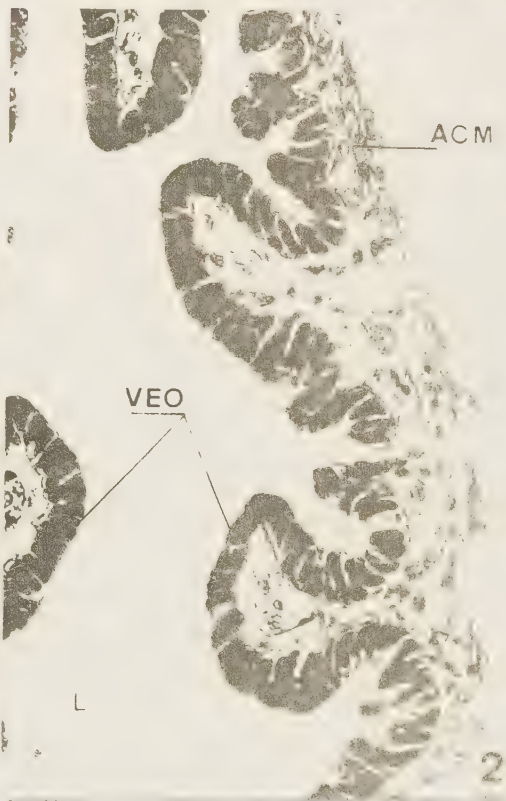






PLANCHE 18

Appareil génital femelle (suite)

Figure 24. Coupe transversale dans la région moyenne de l'oviducte commun d'un imago âgé de 2 jours. C : cuticule ; E : épithélium ; L : lumière ; VE : villosités épithéliales. (Coloration au tétrachrome de HERLANT).

Figure 25. Point d'abouchement de l'oviducte commun et de l'oviducte latéral, en coupe transversale. C : cuticule ; E1 : épithélium de l'oviducte commun ; E2 : épithélium de l'oviducte latéral ; L1 : lumière de l'oviducte commun ; L2 : lumière de l'oviducte latéral ; MB : membrane basale. (Coloration au tétrachrome de HERLANT).

Figures 26 et 27. Coupe transversale dans la spermathèque d'un imago âgé de 2 jours. C : cuticule ; E : épithélium ; GS : grains de sécrétion ; L : lumière ; MB : membrane basale ; S : sécrétion. (Coloration au tétrachrome de HERLANT).

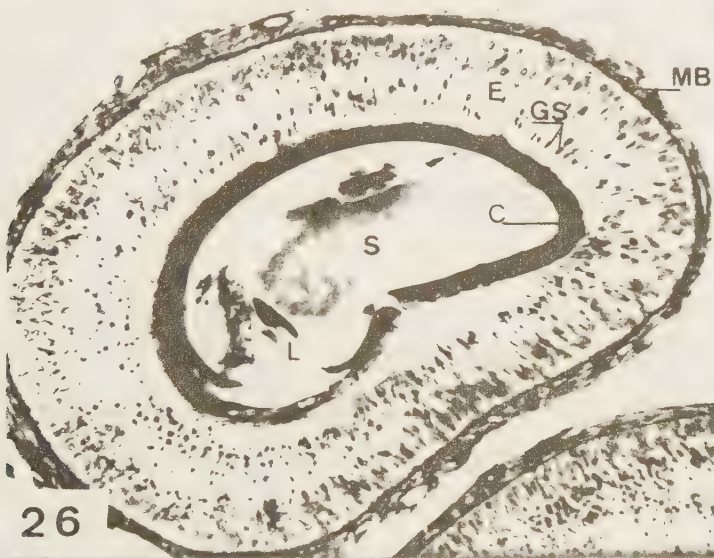
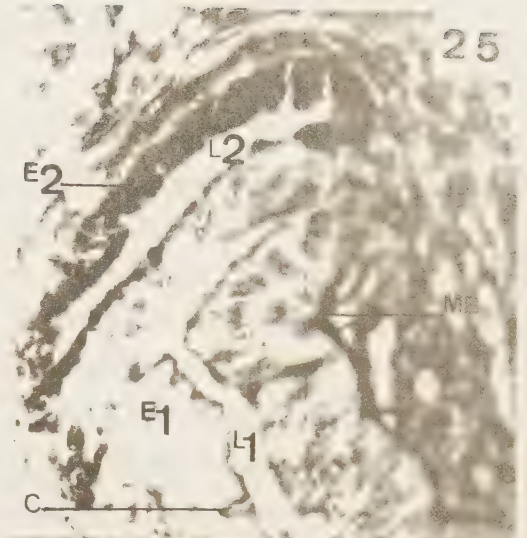
Figure 28. Coupe transversale dans la région antérieure du canal de la spermathèque. C : cuticule ; E : épithélium ; GS : grains de sécrétion ; L : lumière du canal ; MB : membrane basale. (Coloration à l'alloxane-SCHIFF).

Figure 29. Coupe transversale dans la région postérieure du canal de la spermathèque. ACM : assise conjonctivo-musculaire ; C : cuticule ; E : épithélium ; L : lumière du canal. (Coloration GROAT-éosine).

24



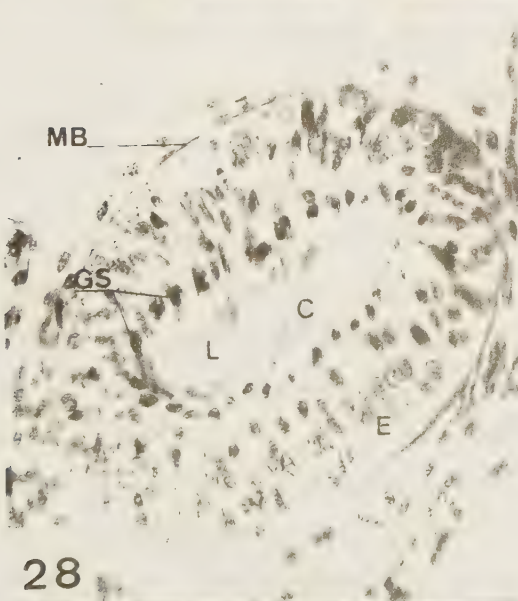
25



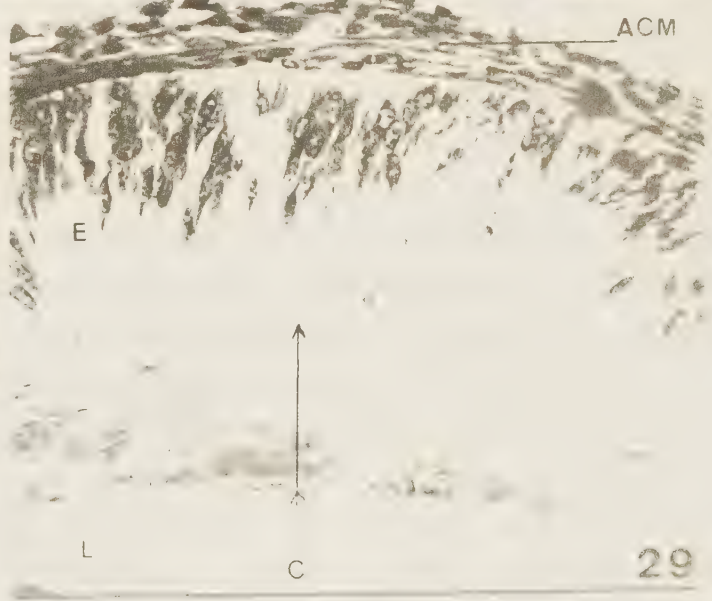
26



27



28



29



viducte commun (Fig. 24) si ce n'est la présence de cuticule chez ce dernier. Cependant, les régions antérieures et postérieures des oviductes latéraux, ont une structure histologique semblable et constante. En effet, de l'extérieur vers l'intérieur, on rencontre, dans les deux cas, une assise conjonctivo-musculaire importante, un épithélium à noyaux volumineux et rectangulaire, une lumière importante dans laquelle se trouve une sécrétion APS positive. Par son épithélium à noyaux plus ou moins rectangulaires et à chromatine granuleuse, l'oviducte commun (Fig. 24) rappelle la région postérieure de l'oviducte latéral. Mais la lumière de l'oviducte commun est moins importante et le nombre de ses villosités est plus élevé ; de plus, l'épithélium est tapissé d'une cuticule épaisse et la lumière ne contient pas de sécrétion. L'anatomie microscopique de l'oviducte commun varie suivant la région considérée : c'est ainsi que l'on distingue une région moyenne, à épithélium dont la hauteur est constante et qui est tapissé d'une cuticule dont l'épaisseur est également uniforme et une région antérieure dont la hauteur de l'épithélium et l'épaisseur de la cuticule sont variables. En effet, au fur et à mesure que l'on se rapproche de la région antérieure, c'est à dire, de la zone d'abouchement des oviductes latéraux avec l'oviducte commun (Fig. 25), on observe les modifications suivantes :

- Les cellules épithéliales deviennent hautes et leurs noyaux ont une position généralement apicale. Parallèlement à cette augmentation de la taille des cellules épithéliales, l'épaisseur de la cuticule diminue ; cette diminution est notamment très sensible aux deux pôles par lesquels les deux oviductes latéraux débouchent dans l'oviducte commun. Progressivement, nous assistons à la juxtaposition des cellules épithéliales de l'oviducte latéral et celles de l'oviducte commun, par effacement de la membrane basale de ce dernier.

La glande accessoire entre dorsalement en communication avec l'extrémité postérieure de l'oviducte commun. L'épithélium de celle ci est pluristratifié et tapissé d'une cuticule épaisse appelée 'cuticula' par RAJTA (1969) chez *Periplaneta americana* L. Les limites cellulaires sont assez distinctes et les noyaux, ronds ou ovales, ont une chromatine granuleuse. L'épithélium de la spermathèque (Fig. 26 à 27) renferme des grains de sécrétion conjonctive, APS positifs ; sa lumière est importante et renferme une sécrétion dense APS positive. La structure du canal de la spermathèque (Fig. 28 à 30) est semblable à celle de la spermathèque étant donné qu'elle en est un prolongement simplement dilaté. Toutefois, la lumière de celle ci est moins importante et la cuticule est relativement plus épaisse, surtout en ce qui concerne la région postérieure (Fig. 29) et même la région moyenne ; néanmoins, la

région antérieure (Fig. 28) du canal de la spermathèque est tapissée intérieurement d'une cuticule relativement ~~solide~~ épaisse. La cuticule de la région postérieure est stratifiée en couches d'affinités tinctoriales différentes. Ces strates, au nombre de trois, sont d'inégale épaisseur. La cuticule est appliquée contre un épithélium pluristratifié, dont elle se détache à certains endroits. Celui-ci repose sur une membrane basale conjonctive, à noyaux peu nombreux et très aplatis, elle-même entourée par une assise conjonctivo-musculaire à fibres musculaires peu ~~nombreuses~~. Notons que la région postérieure du canal de la spermathèque est dépourvue de grains de sécrétions, qui, par contre, sont bien visibles dans la région antérieure. Les régions moyenne et postérieure ont donc un simple rôle de conduit, alors que la région antérieure possède une fonction glandulaire.

3. Histochimie.

La coloration à l'APS donne une réaction négative pour les cellules folliculaires et légèrement positive en ce qui concerne le cytoplasme de l'ovocyte ; elle est fortement positive pour la paroi de l'ovariole. L'épithélium du calice est APS négatif, tandis que l'assise conjonctivo-musculaire qui l'entoure est APS positive. La méthode combinée, APS + bleu alcian, donne des résultats semblables à ceux obtenus avec l'APS. La coloration au bleu alcian donne des résultats sensiblement les mêmes que ceux obtenus par la réaction à l'APS.

L'oviducte latéral est moyennement colorable par la réaction combinée, APS + bleu alcian ; mais l'épithélium présente une coloration négative. Par contre, l'assise conjonctivo-musculaire ainsi que la sécrétion qui se trouve dans la lumière, sont fortement APS positives.

La région postérieure de la glande accessoire est légèrement colorable par le bleu alcian, l'APS et l'alloxane-Schiff en ce qui concerne les grains de sécrétion qui présentent une réaction fortement positive pour l'APS et le bleu alcian, l'épithélium n'est pas colorable.

Les principaux caractères histochimiques de l'appareil génital femelle sont résumés dans les tableaux 18 et 19.

Tableau 18

Principaux caractères histochimiques de l'ovaire chez l'imago de 2 jours

	Ovocyte	Ceilules folliculaires	Paroi de l'ovariole	Epithélium du calice ovarien	Assise conjonctivo-musculaire du calice ovarien
APS	=	—	++	—	+
bleu alcian	±	—	++	—	+
APS + bleu alcian	±	—	++	—	+

Tableau 19

Principaux caractères histochimiques des voies génitales femelles chez l'imago de 2 jours

	Oviducte latéral			Glande accessoire					
	Sécrétion dans la lumière	Epithélium	Assise conjonctivo-musculaire	Région postérieure			Région antérieure		
				Epithélium	Enveloppe conjonctivo-musculaire	Cuticule	Grains de sécrétion	Epithélium	Enveloppe conjonctivo-musculaire
APS	++	—	++	—	±	±	+	—	=
Bleu alcian				±	±	+			
APS + Bleu alcian	+	—	+			+	++	—	+
Alloxane-Schiff				—	±	±	+	—	±

V. Résumé et conclusions.

L'anatomie des appareils génitaux mâle et femelle de l'imago est bâtie selon un schéma commun aux Acridiens, mais celui de Pamphagus elephas présente les particularités suivantes :

- Le nombre de follicules testiculaires est extrêmement élevé (1500 par testicule environ), alors que ce nombre ne dépasse guère les 160 chez Schistocerca gregaria.
- De plus, le cycle biologique s'étend sur une année, alors que Locusta migratoria a environ cinq générations par an et pour un élevage continu ; ce cycle unique annuel pourrait avoir une relation avec le phénomène des dégénérescences cellulaires observées à l'intérieur des follicules testiculaires.

Cependant, le nombre de glandes annexes (2 ensembles identiques de 16 tubules chacun) est conforme à ce qui existe chez d'autres Acridiens Locusta migratoria et Schistocerca gregaria.

L'appareil génital femelle de Pamphagus elephas, contrairement à celui de Locusta migratoria est dépourvu de glande à mucus dont la fonction est sécrétrice. Celle-ci serait, dans le cas de Pamphagus elephas, dévolue à l'oviducte latéral et au calice ovarien ; par contre, dans le cas du mâle, la fonction sécrétrice serait assurée par le segment intratesticulaire car nous n'avons pas observé de sécrétion dans la lumière du segment extratesticulaire c'est à dire le spermiducte. L'ovaire comprend un nombre élevé d'ovarioles environ 270 ovarioles par ovaire de type panoïstique ; chez Schistocerca gregaria, ce nombre est inférieur à 55.

CHAPITRE 9. Anomalies et contrôle de la régénération des cerques chez Leucophaea maderae.

A. ANOMALIES.

Nous envisagerons le cas des anomalies observées parmi les animaux de l'élevage (anomalies dites spontanées) et celles obtenues après résection expérimentales (anomalies dites de régénération).

I. Anomalies spontanées.

1. Introduction.

La tétralogie des Insectes est une discipline relativement récente puisque les premières observations dans ce domaine remontent à peine au XVIII^e siècle. Cependant, il a fallu attendre le début de notre siècle pour assister à des travaux expérimentaux dont le but est d'expliquer les différentes anomalies constatées et par là même le développement normal. Malheureusement, compte tenu de la complexité du problème et des difficultés de reproduction des individus anormaux, l'expérimentateur, de l'avis même des auteurs aboutit le plus souvent à des résultats peu réconfortants. La plupart des publications d'ordre morphologique concernent les anomalies de la segmentation des appendices, des yeux, des ailes, du corps et même des oeufs. On trouvera une bibliographie détaillée dans les travaux de J. BALAZUC.

2. Observations.

- Les trois anomalies observées ont été rencontrées dans l'élevage du laboratoire. La première concerne un imago femelle ; il s'agit d'un cas inédit non signalé à notre connaissance dans la littérature : la partie droite du 9^e segment abdominal s'est hypertrophiée et présente un cerque bifide (Planche 19). Le 11^e segment abdominal porte sa partie normale de cerques. L'originalité de cette anomalie double consiste surtout en la présence d'un cerque surnuméraire, porté par un segment qui à l'état normal en est démuné. Il s'agit d'une somatomélie, la formation surnuméraire étant bien distincte des appendices normaux. Selon la terminologie d'usage, cette somatomélie, à symétrie batesonienne peut être également considérée comme étant une soméose ou hétéromorphose. Ventralement, on observe deux pièces chitineuses

Figure 29

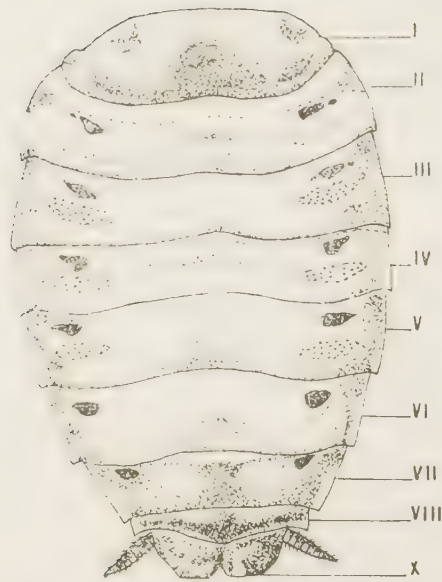
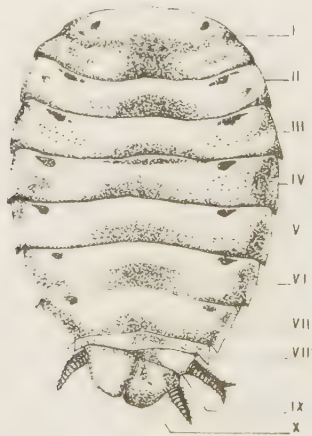


FIG. a. — Abdomen normal en vue dorsale.
Le tergite 9 recouvert par le 8, n'est pas visible.



b Abdomen, en vue dorsale, présentant une anomalie :
hypertrophie du 9^e segment avec cerque.



c
Détail du côté droit de l'abdomen présentant l'anomalie.

Planche 19.

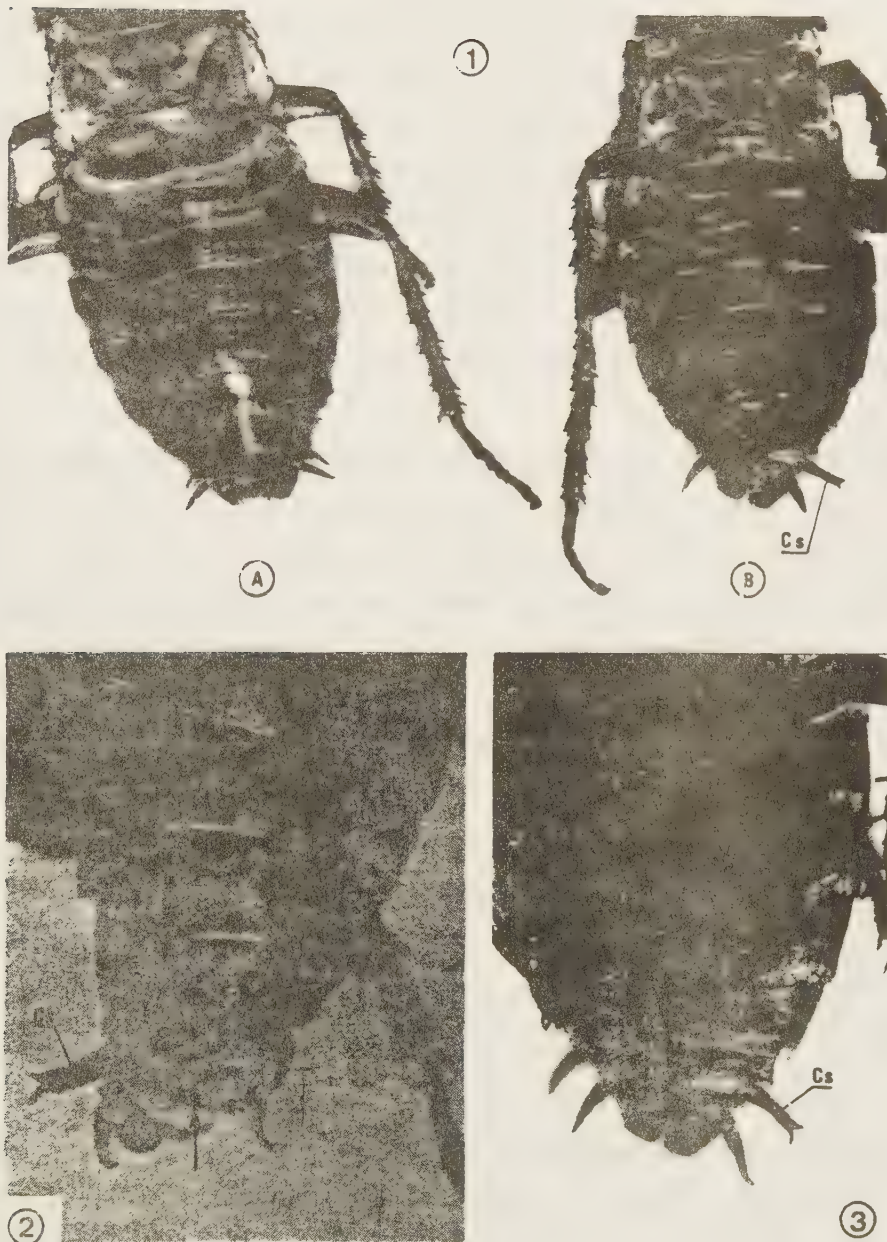


Fig 1 A Blatte en vue dorsale
 B Blatte présentant une anomalie en vue dorsale (Cs = cerque sur-
 numéraire)
 Fig 2 Abdomen vu de profil et montrant le cerque surnuméraire (Cs) et
 les pièces chitineuses
 Fig 3 Abdomen en vue dorsale (Cs = cerque surnuméraire)

enserrant le cerque.

- La seconde anomalie (Planche 26, figures 3 à 5) constitue une schistomélie ternaire de cerque chez un individu mâle. De rares échantillons possédant ce type de formation ont été signalés chez les insectes et particulièrement les *Orthopteroïdes* (BALAZUC, 1955).

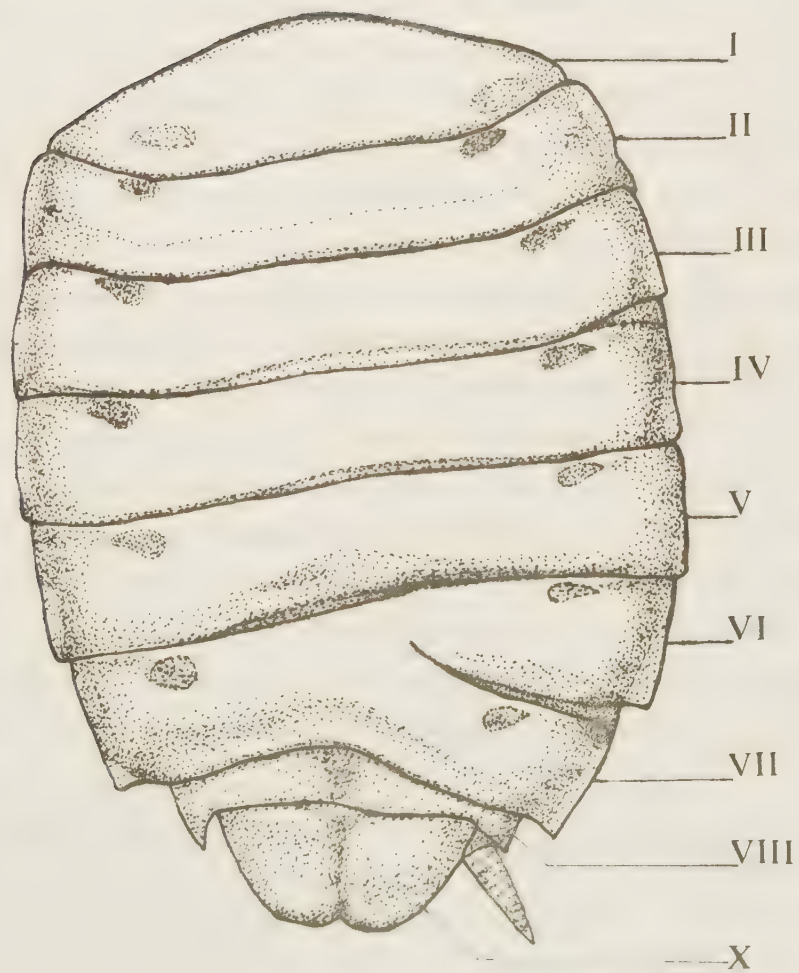
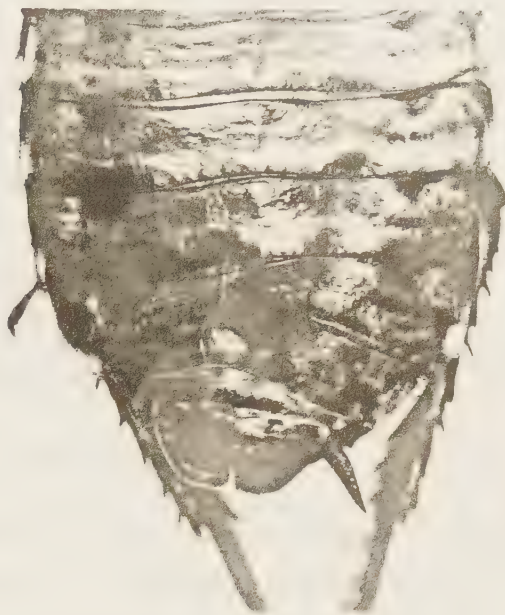
Quant à la cause de l'apparition des deux anomalies on ne peut que formuler des hypothèses dans l'état actuel de nos connaissances sur la pathologie des insectes. On peut se demander si cette somatomélie et cette schistomélie ont pour origine une mutation somatique ou au contraire une mutation germinale. Il est également permis d'incriminer à la fois des facteurs génétiques, des facteurs externes et des facteurs humoraux. Des travaux consacrés à cette question, il en résulte que les causes susceptibles d'être prises en considération sont surtout de nature mécanique encore que le phénomène d'induction à distance dans la production expérimentale de schistomélie laisse plutôt entrevoir une explication humorale ou nerveuse.

Des expériences de transplantation réalisées dans divers groupes d'insectes par FURUKAWA (1940) chez les *Dermaptères*, BODENSTEIN (1941) chez les *Lépidoptères*, BALAZUC (1948) chez le Coléoptère *Tenebrio molitor* et BULLIERE (1970) chez la Blatte *Blaberus craniifer*, mettent en évidence la formation d'un régénérat multiple dans le cas de greffes inversées, 'le conflit de polarité amenant l'ébauche ainsi perturbée à se dédoubler' (J. BALAZUC), 'étant entendu que par ébauche il faut désigner soit une ébauche embryonnaire soit un disque imaginal', précise encore cet auteur à propos de cas spontanés observés.

Dans le cas de l'induction à distance, les schistomélies sont rares et se rencontrent toujours à l'état binaire hétérodyname. Or, précisément, le cas qui nous préoccupe présente un hétérodynamisme binaire ce qui nous amène à penser qu'il s'agit là d'un phénomène lié à la présence d'une 'substance morphogène' circonstancielle (d'origine nerveuse ou humorale ?), pouvant être consécutive à une cause mécanique (blessure, écrasement).

- La 3^e anomalie (Planche 20) concerne la segmentation abdominale dorsale d'un imago femelle : la moitié gauche du 6^e segment abdominal manque totalement. Ce type de monstruosité constitue ce qu'il est convenu d'appeler une hémimélie ou suppression d'un demi segment. Cette hémimélie peut être d'ailleurs considérée comme étant une symphysomélie, c'est à dire, fusion partielle de 2 segments consécutifs (6^e + 7^e segments abdominaux). Cette anomalie est certainement d'origine embryonnaire, car la lésion susceptible de la produire chez la larve serait trop importante pour permettre la survie de l'animal. La face ventrale présente une segmentation normale.

Leucophaea maderae: hémmérie ci imago femelle



II. Anomalies de régénération.

Il est apparu parmi les animaux ayant subi la section de cerque un régénérat bifurqué (schistomélie binaire). Plusieurs hypothèses quant à l'origine de ces formations ont été avancées (facteurs génétiques, facteurs physiques ou chimiques, etc...) ; dans le cas que nous avons observé après résection expérimentale, l'hypothèse d'une cause mécanique (blessure) paraît la plus probable, mais d'autres facteurs ne sont pas entièrement à écarter.

B. REGENERATION DES CERQUES.

I. Introduction.

Si l'influence du système nerveux sur la régénération chez les Annélides (DURCHON, 1967) et les Amphibiens (WOLFF, 1965) est bien établie, les résultats sont discordants et même parfois contradictoires en ce qui concerne les Insectes. Pour KOPEC (1923) le système nerveux ne semble pas intervenir dans la régénération des fausses pattes des chenilles de *Lymantria* ; les expériences de SUSTER (1933) montrent qu'après extirpation des ganglions des pattes, celles-ci régénèrent bien qu'elles restent dépourvues de muscles. Pour BODENSTEIN (1955) l'ablation des nerfs des pattes chez *Periplaneta* n'empêche pas la restauration des parties manquantes, mais dans ce cas la régénération nerveuse n'est pas exclue, autrement dit on ne connaît pas la part exacte qui revient au système nerveux dans ce processus. Selon PENZLIN (1964) l'initiation de la régénération serait indépendante des nerfs mais son maintien a besoin d'une stimulation nerveuse. Les travaux d'URVOY (1963 et 1967) montrent que le système nerveux central n'est pas indispensable à la régénération des appendices chez *Blaberus* mais sa présence est nécessaire pour la réorganisation du système nerveux périphérique lequel a une action spécifique en ce qui concerne la formation des antennes. D'après PANOV (1964), cité par NUESCH (1963), les fibres nerveuses périphériques exercent une action sur le système nerveux central chez la puppe de *Tenebrio*. NUESCH (1963) pense qu'il existe vraisemblablement une première phase pendant laquelle le système nerveux n'intervient pas mais par la suite celui-ci devient nécessaire, le mécanisme du mode d'action restant à préciser.

Notre travail est une étude comparative, chez *Leucophaea maderae*, de régénérats obtenus après ablation de cerques accompagnée ou non de la section des nerfs splanchno-génitaux. Nous avons cherché à connaître l'effet que pourrait avoir la section des nerfs splanchno-génitaux efférents du dernier ganglion de la chaîne

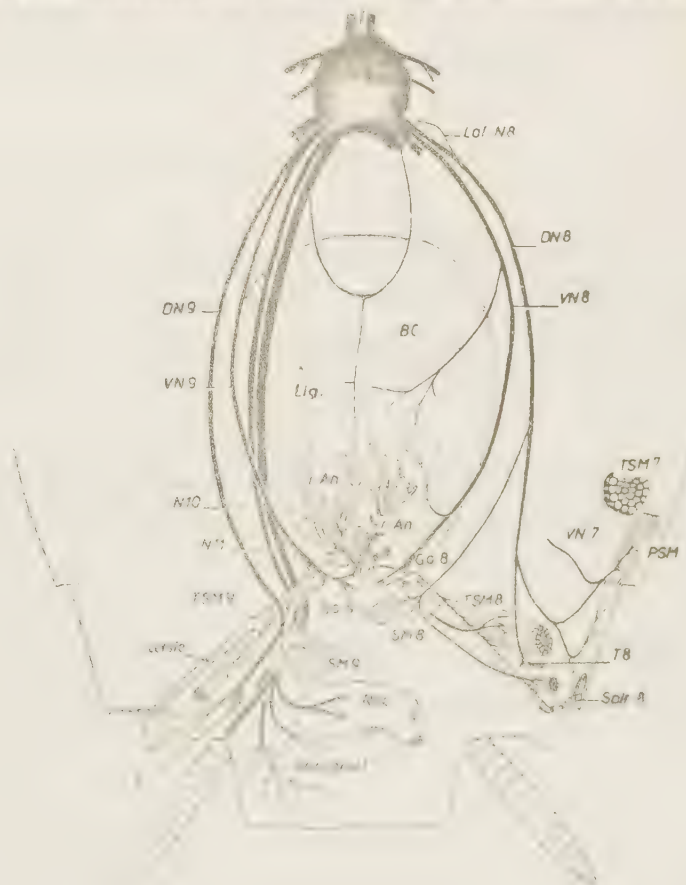
nerveuse ventrale sur la régénération des cerques chez les larves de cette espèce. L'histologie normale du régénérat est également étudiée.

II. Matériel et méthodes.

Les animaux sont opérés sous anesthésie au gaz carbonique. La section basale des cerques a été pratiquée chez une première série de larves ('animaux témoins') qui subissent également une opération fictive consistant à introduire momentanément l'extrémité d'une pince fine entre les 6^e et 7^e sternites abdominaux. Chez la seconde série de larves ('animaux opérés') nous avons, en plus de l'ablation des cerques, sectionné les nerfs splanchno-génitaux. Toutes ces opérations sont réalisées 24h après la mue. La section des nerfs splanchno-génitaux est une opération traumatisante qui donne un taux de mortalité extrêmement élevé (71,2%) ; chez les témoins ce taux de mortalité est par contre très faible (6,5%). Certaines larves subissent deux mues post-opératoires avant d'atteindre le stade imaginal, d'autres n'en subissent qu'une seule. L'appréciation de la taille du régénérat libéré après une ou plusieurs mues post-opératoires est basée sur le décompte du nombre d'articles qui constituent le cerque reformé chez l'adulte. Pour savoir si les nerfs sectionnés se sont régénérés ou non les individus ayant atteint le stade imaginal sont disséqués et examinés ; ceux ci reçoivent dans la cavité hémolympatique une injection préalable de 0,2ml d'une solution de bleu de méthylène à 0,3%. Les microphotographies ont été réalisées à l'aide d'un microscope électronique à balayage de type JSM 2.

Innervation des segments

8 à 11 (d'après ENGELMANN, 1963).



III. Résultats.

1. Histogenèse du régénérat.

a. Introduction.

Si les travaux sur la régénération d'appendices chez les Arthropodes abondent, les études des phénomènes histologiques accompagnant la formation du régénérat sont relativement peu nombreuses chez les Insectes. Citons BORDAGE (1905) qui a décrit les phases d'histolyse et d'histogenèse et plus récemment PENZLIN (1963), BOHN (1972) et BULLIERE (1972), qui ont étudié les stades de la formation du régénérat après section pratiquée au niveau des appendices thoraciques de Blattes et HOARA (1973) qui s'est intéressé aux remaniements tissulaires déclenchés par l'ablation d'appendices chez un Crustacé terrestre.

Nous avons étudié les différentes étapes de l'histogenèse régénératrice chez Leucophaea maderae après section médiane et transversale de cerques.

b. Matériel et Techniques.

Toutes les expériences ont porté sur des larves âgées de Leucophaea maderae. L'amputation est pratiquée 24 heures après la mue afin que les animaux opérés puissent régénérer la partie manquante à la prochaine mue postopératoire. Les moignons de cerques ont été fixés à différents intervalles de temps depuis le moment de l'ablation jusqu'à la première mue postopératoire. Ils ont été fixés dans le liquide de BOUIN et inclus dans de la paraffine ; les coupes de 5 à 7 microns d'épaisseur ont été colorées à l'hématoxyline de GROAT et à l'éosine aqueuse.

c. Résultats (Planches 21 à 24).

Les principales étapes de la formation du régénérat que nous allons décrire correspondent à l'obturation de la plaie, aux remaniements histologiques (histolyse et histogenèse), à la mise en place de l'hypoderme cicatriciel, à la formation et à la croissance du régénérat.

- Obturation de la plaie : immédiatement après l'amputation, il se forme un caillot hémolymphatique qui obture la plaie. Deux heures après l'opération, les hémocytes sont peu nombreux au niveau de la plaie.

- Remaniements histologiques : six heures après l'opération, il se forme dans la partie distale du moignon, un caillot sanguin contenant de nombreux hémocytes dégénérés.

PLANCHE 21

Régénération

1. - Régénérat de 2 heures. Grossissement x 25. H = hypoderme ;
CS = caillot sanguin ; Ht = hémocytes.
2. - Régénérat de 6 heures. Grossissement x 10. H = hypoderme ;
CS = caillot sanguin ; HD = hypoderme dédifférencié ;
TD = tissu dédifférencié ; Ht = hémocytes ; c = cuticule.
3. - Même préparation que la figure 2. Grossissement x 25.
4. - Régénérat de 1 jour. Grossissement x 10. CS - caillot sanguin ;
TD = tissu dédifférencié ; H = hypoderme ; C = cuticule.
5. - Même préparation que la figure 4. Grossissement x 25.
6. - Régénérat de 2 jours. Grossissement x 25. H = hypoderme ;
Cl = cellules libres.

Coloration utilisée GROAT-EOSINE.

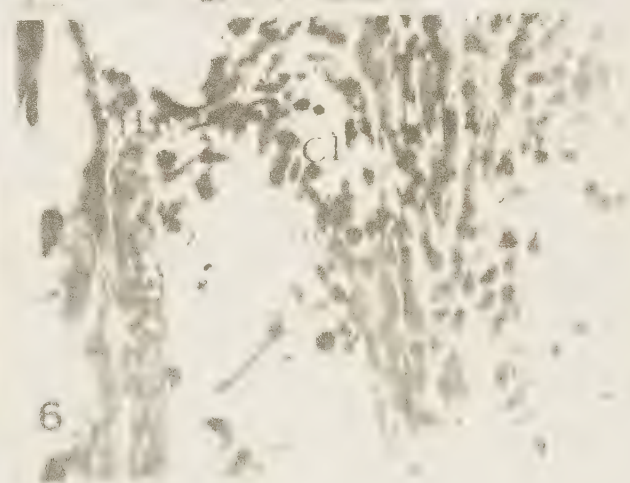
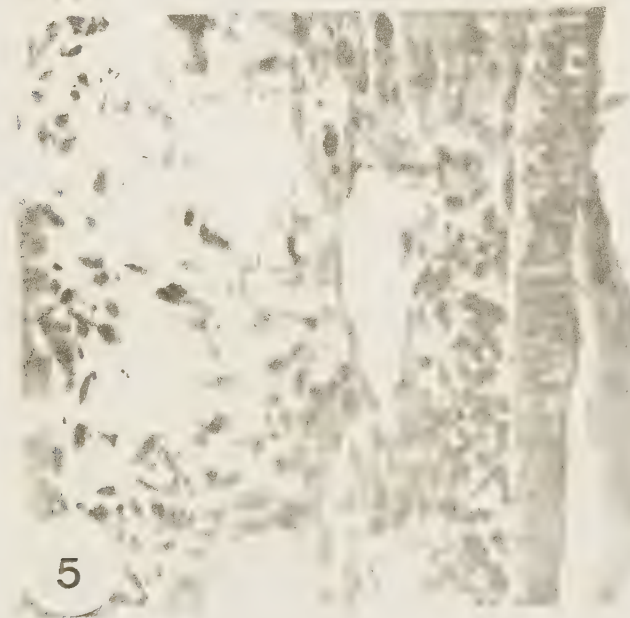
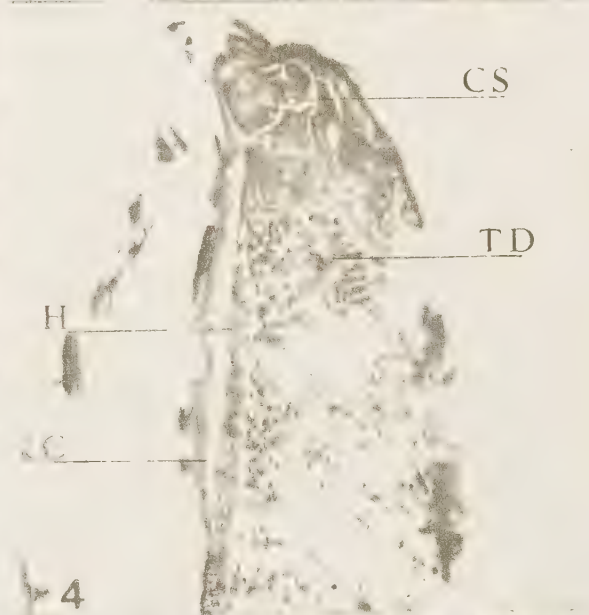
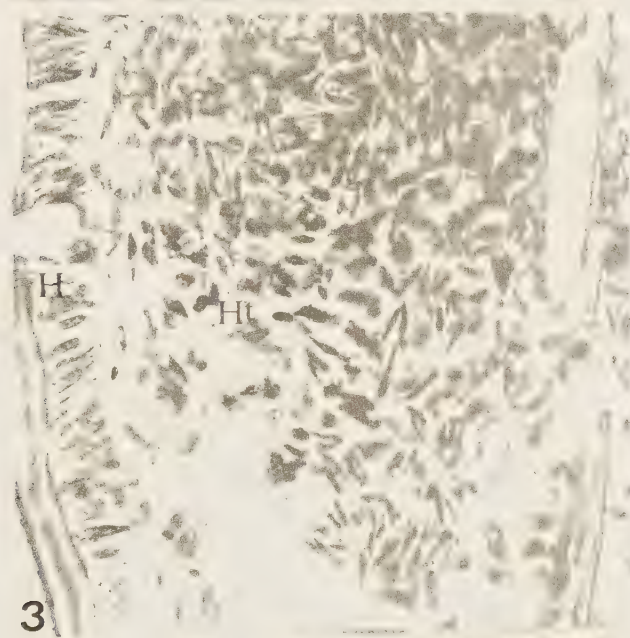


PLANCHE 22

Régénération (suite)

7. - Régénérat de 4 jours. Grossissement x 40. BR = blastème de régénération ; Cl = cellules libres.
8. - Régénérat de 8 jours. Grossissement x 40. Hc = hypoderme cicatriciel.
9. - Régénérat de 15 jours. Grossissement x 40. Cn = cuticule néoformée ; Hc = hypoderme cicatriciel.
10. - Régénérat de 20 jours. Grossissement x 10. CS = caillot sanguin ; Hc = hypoderme cicatriciel ; H = hypoderme ; C = cuticule.
11. - Même préparation que la figure 10. Grossissement x 25. Cn = cuticule néoformée ; Hc = hypoderme cicatriciel.
12. - Même préparation que la figure 11. Grossissement x 40.

Coloration utilisée GROAT-EOSINE.

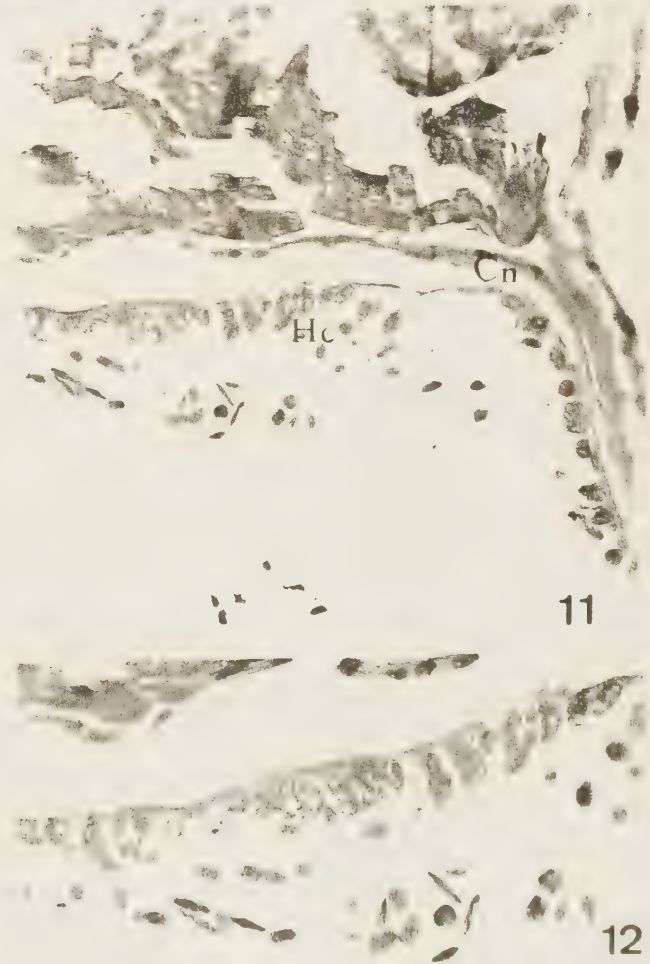
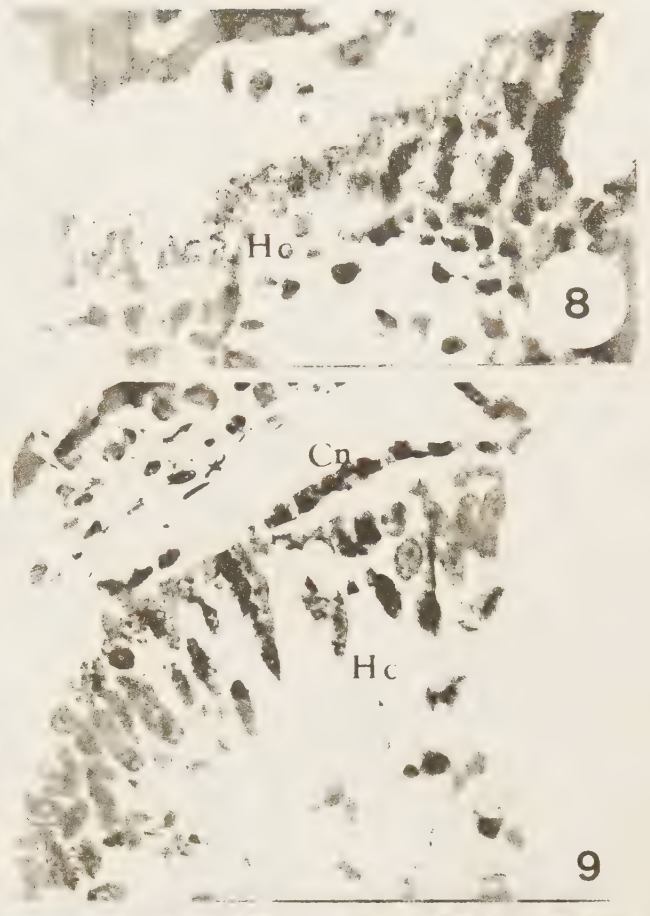


PLANCHE 23

Régénération (suite)

13. - Régénérat de 25 jours. Grossissement x 10.

14. - Régénérat de 35 jours. Grossissement x 10.

15. - Même préparation que la figure 14. Grossissement x 25.

16. - Même préparation que la figure 15. Grossissement x 40.

H = hypoderme ; M = mitose.

Coloration utilisée GROAT-EOSINE.

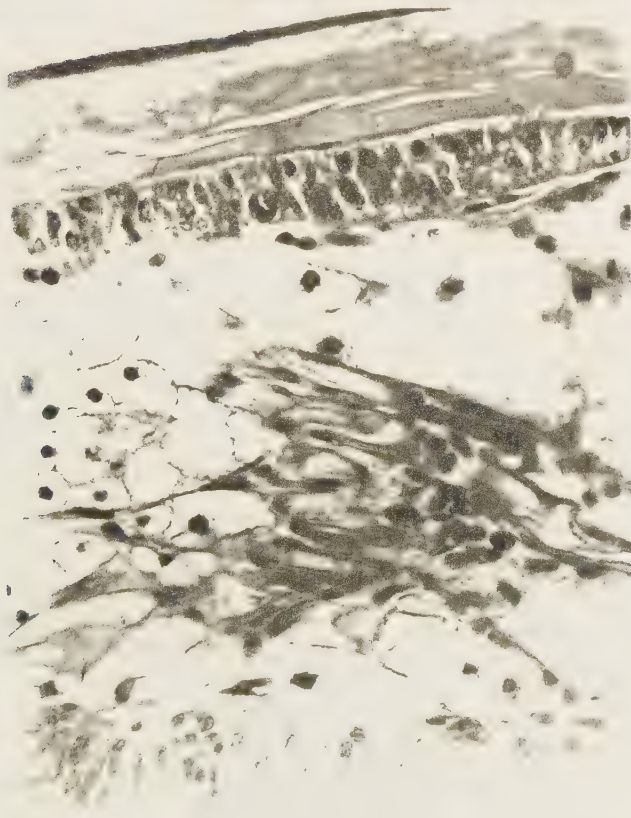
13



14



15



16

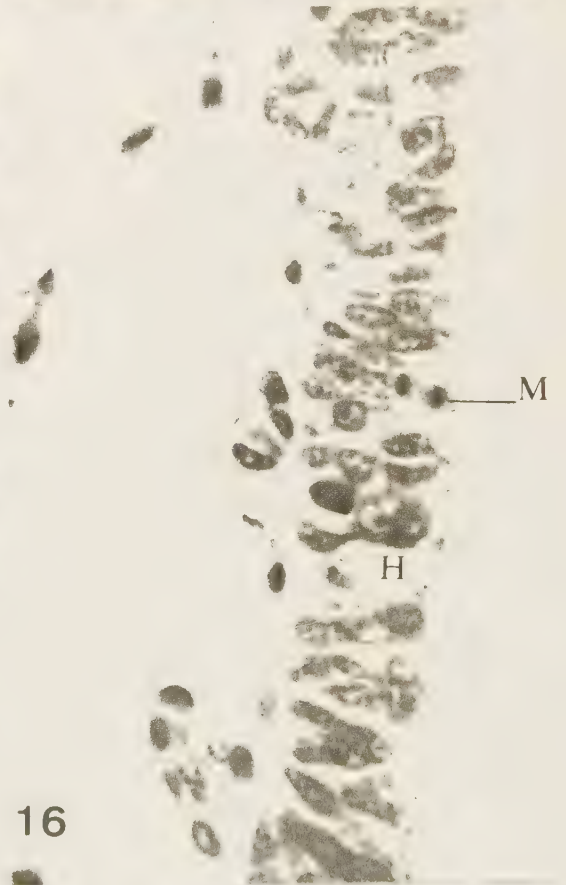


PLANCHE 24

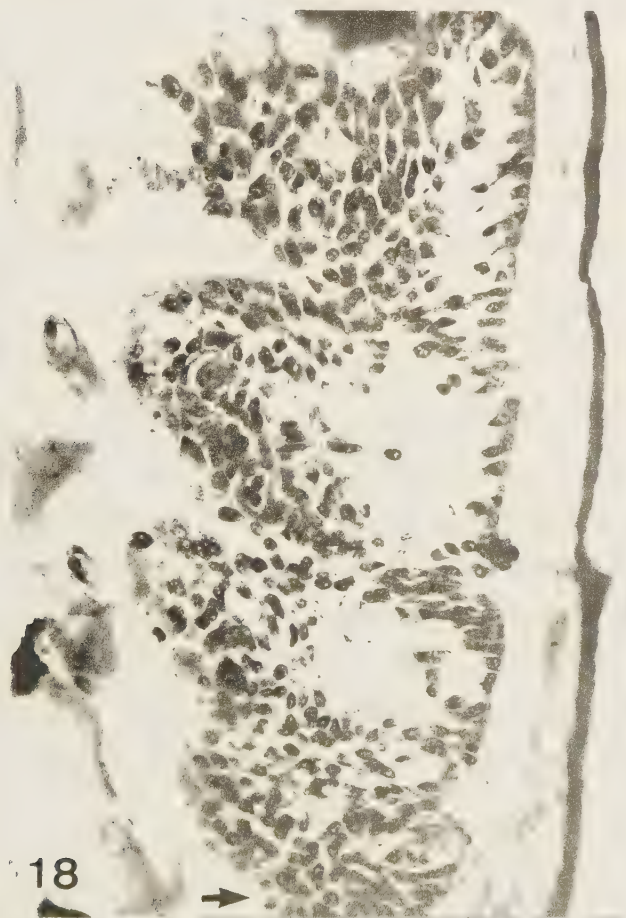
Régénération (suite)

17. - Régénérat de 35 jours. Grossissement x 10. CS = caillot sanguin ; S = segments ; C = cuticule.
18. - Même préparation que la figure 17. Grossissement x 25.
(→) = mitose.
19. - Régénérat obtenu après la mue postopératoire chez une larve du dernier stade.

Coloration utilisée GROAT EOSINE.



17



18



19

La région située au dessous de la surface de section est envahie par des hémocytes ; le tissu musculaire commence à se désorganiser ; les trachées gardent leur structure normale. Au bout de 24 heures, le caillot sanguin apparaît séparé de la masse cellulaire dédifférenciée. Celle ci commence à se redifférencier 2 jours après l'opération.

- Mise en place de l'hypoderme cicatriciel : 4 jours s'écoulent après l'amputation, le blastème de régénération est déjà mis en place ; 4 jours plus tard, l'hypoderme néoformé apparaît bien constitué. Nous n'avons observé aucune figure mitotique au sein des cellules hypodermiques ; la mise en place de l'hypoderme cicatriciel se fait donc sans multiplication cellulaire.

- Formation du régénérat : vers le 15^e jour postopératoire la partie centrale de l'hypoderme cicatriciel s'épaissit ; la nouvelle cuticule commence à être sécrétée : une intense activité de synthèse est décelable dans les cellules hypodermiques dont les noyaux sont très chromatiques et possèdent de volumineux nucléoles. 25 jours après l'amputation, l'épithélium de l'hypoderme cicatriciel apparaît haut et on peut noter la présence d'hémocytes mêlés aux cellules hypodermiques. Le régénérat est légèrement segmenté et cette segmentation est disto-proximale.

- Croissance du régénérat : après un mois, la segmentation devient très nette et on peut noter qu'elle est plus marquée du côté ventral. Dans la région proximale on observe l'existence de nombreuses figures mitotiques, parfois la région moyenne du régénérat en montre également. Cette période de l'élaboration du régénérat correspond à une croissance par prolifération mitotique à l'issue de laquelle se produit la première mue postopératoire.

2. Régénération simple après section des cerques.

A la mue qui suit l'amputation on obtient un régénérat courbé à son extrémité et formé par un nombre réduit d'articles le plus souvent compris entre 3 et 5, exceptionnellement il peut atteindre 8 articles. La partie dorsale des cerques régénérés présente des articles normalement disposés alors que du côté ventral ils le sont presque toujours irrégulièrement. Après une mue, les articles sont parfois incomplètement séparés. Après une deuxième mue, le régénérat atteint quelquefois 10 articles. Le cerque régénéré est le plus souvent rectiligne et sa région distale rappelle fortement celle des cerques normaux. Néanmoins il arrive que certains

articles restent incomplètement séparés et leur région ventrale conserve en partie son aspect hélicoïdal. Mais dans aucun cas le nombre d'articles reformés n'a atteint celui des cerques normaux après deux mues postopératoires et même au bout de trois mues. Chez les individus normaux le nombre d'articles des cerques est compris entre 13 et 16.

3. Régénération après section des nerfs splanchno-génitaux.

Après une mue postopératoire le cerque reformé est dans l'ensemble conforme du point de vue morphologique au cerque témoin. Il existe cependant une différence quantitative sensible entre les deux types de régénérats. Cette différence significative disparaît dans le cas des individus ayant subi deux mues postopératoires. Ces résultats amènent à penser que le pouvoir de régénération est au départ plus important chez les animaux témoins mais que par la suite la croissance des régénérats en ce qui concerne les deux catégories d'animaux (témoins et opérés) devient presque identique. Nous avons constaté que l'innervation est rétablie chez certains individus dès la première mue postopératoire et pratiquement chez tous après une seconde mue. Cette régénération nerveuse peut expliquer l'absence de différence quantitative entre les opérés et les témoins. Ces résultats sont consignés dans le tableau 20. Ce tableau rappelle un certain nombre de remarques :

- Après deux mues, la taille du régénérat est dans tous les cas nettement inférieure à celle des cerques normaux.
- Dans le cas des imagos ayant subi une seule mue, le nombre d'articles régénérés est significativement différent chez les opérés que chez les témoins.
- Pour les imagos ayant subi deux mues postopératoires la différence de taille des régénérats entre opérés et témoins n'est pas significative ni pour l'écart des moyennes, ni pour la comparaison des distributions par la méthode du χ^2 .

11

nére

PLANCHE 25

Régénération des cerques

Fig. 1. Cerque chez un adulte normal (G x 90).

Fig. 2. Détail de la figure précédente montrant la surface de la cuticule et les sensilles (G x 900).

Fig. 3. Régénérat, chez l'imago, d'un cerque sectionné au dernier stade larvaire (G x 100).

Fig. 4. Régénérat, chez l'imago d'un cerque sectionné à l'avant dernier stade larvaire (G x 90).

Fig. 5. Préparation identique à celle de la figure précédente ; noter la disposition irrégulière des articles (G x 12).

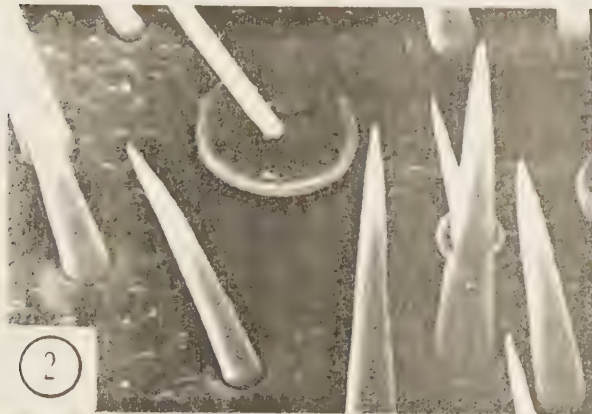
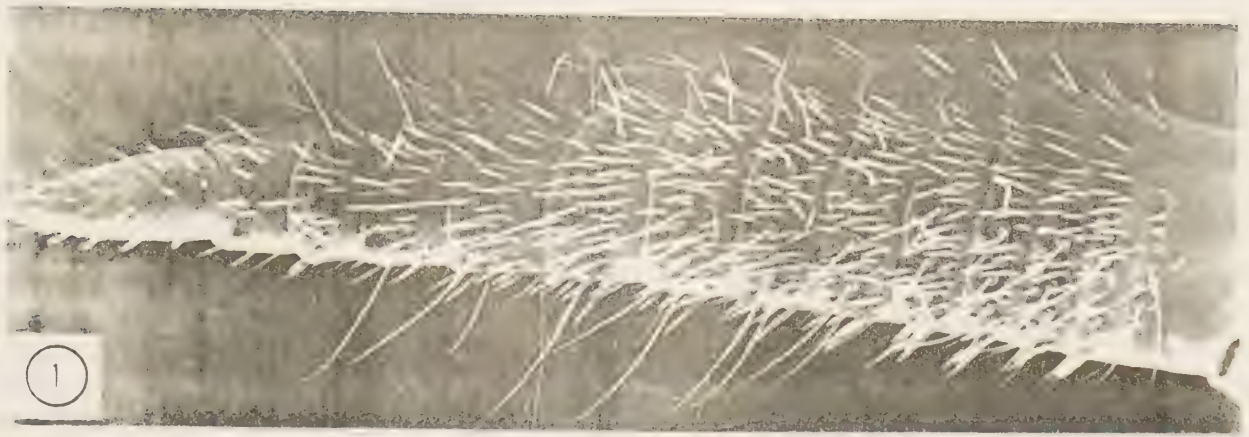


PLANCHE 26

Régénération des cerques (suite)

- Fig. 1. Régénérat, chez l'imago, d'un cerque sectionné au dernier stade larvaire + section des nerfs splanchno-génitaux (G x 100).
- Fig. 2. Régénérat, chez l'imago d'un cerque sectionné à l'avant dernier stade larvaire + section des nerfs splanchno-génitaux (G x 12).
- Fig. 3. Schistomélie ternaire naturelle de cerque chez une larve mâle du dernier stade (G x 70).
- Fig. 4. Détail de la figure précédente montrant la base de cette anomalie (G x 170).
- Fig. 5. Même cerque que celui de la figure 3 mais après la mue imaginale (G x 11).
- Fig. 6. Schistomélie binaire, chez l'imago, d'un cerque sectionné à l'avant dernier stade larvaire (G x 15).



4. Régénération après section médiane des cerques, accompagnée ou non de la section des nerfs splanchno-génitaux (tableau 21).

Pour compléter les expériences précédentes et vérifier ou exclure l'hypothèse d'une éventuelle influence de la base ('territoire des cerques'), nous avons pratiqué des sections médianes des cerques, donc des ablations partielles.

a. Régénération simple après section médiane des cerques.

Après la mue postopératoire, le nombre d'articles régénérés est compris entre 5 et 10. Après deux mues, le régénérat reformé peut avoir 12 articles mais n'atteint jamais celui des cerques normaux dont le nombre d'articles est compris entre 13 et 16.

b. Régénération après section des nerfs splanchno-génitaux.

A la première mue qui suit la section médiane du cerque, il se forme un régénérat dont le nombre d'articles varie entre 4 et 8. Le régénérat obtenu après deux mues postopératoires est compris entre 7 et 11.

c. Conclusions.

Dans le cas d'une section médiane des cerques nous constatons que les résultats obtenus sont comparables à ceux du paragraphe précédent, à savoir:

- Le nombre d'articles régénérés est fonction du nombre de mues postopératoires.

- La partie amputée n'est jamais entièrement restaurée.

De plus, la comparaison des différentes distributions montre que:

- Dans le cas des régénérats obtenus après une seule mue postopératoire, le nombre d'articles reformés est significativement différent chez les opérés et chez les témoins.

- Chez les individus ayant subi deux mues postopératoires, il n'existe plus de différence significative entre les opérés et les témoins.

Les résultats d'une section partielle des cerques confirment donc en tous points ceux obtenus après section totale des cerques.

5. Régénération après section des 2 cerques et section unilatérale des nerfs splanchno-génitaux (tableau 22).

Les expériences précédentes ont montré le rôle joué par les nerfs splanchno-génitaux dans la régénération des cerques chez Leucophaea maderae. Pour préciser cette action nerveuse nous avons réalisé une série expérimentale consistant à sectionner les nerfs splanchno-génitaux droits et les cerques droit et gauche de larves du dernier stade. A la mue postopératoire apparaissent deux régénérats de cerques. S'il existe une différence du point de vue morphologique le régénérat énervé est courbé à son extrémité alors que le régénérat contralatéral est presque toujours rectiligne et la segmentation est moins nette dans le cas des régénérats privés de nerfs, le décompte du nombre d'articles des régénérats ainsi formés nous a permis de constater qu'il n'existe pas de différences arithmétique significative entre les deux types de régénérations.

Il semble, d'après ces résultats, la seule présence des nerfs splanchno-génitaux gauches puisse avoir un certain effet sur la réfection des régénérats de cerques énervés. Dans ce cas, il est possible d'admettre que les nerfs restés en place seraient capables de jouer un rôle vis à vis du moignon contralatéral privé de ses connexions nerveuses avec le ganglion correspondant.

TABLEAU 22

Nombre d'observations en fonction du nombre d'articles régénérés. Adultes ayant subi au dernier stade larvaire une section basale des cerques suivie de la section unilatérale des nerfs splanchno-génitaux.

Nombre d'articles régénérés	0	1	2	3	4	5	6	7
Régénérat gauche ; nerfs splanchno-génitaux non sectionnés		2	1	14	8	1	1	1
Régénérat droit, privé d'innervation	1	3	1	12	6	3	1	1

$\varepsilon \neq 1,1$: différence non significative.

C. CONCLUSIONS.

Si la phase de cicatrisation de la plaie chez Leucophaea maderae rappelle en tous points les observations de BULLIERE (1972) et HOARAU (1973) chez d'autres espèces, les autres étapes semblent être particulières à chaque groupe animal, voire même spécifiques. C'est ainsi que la phase de dédifférenciation se produit 6 heures après l'opération chez Leucophaea maderae et seulement après 7 jours chez Blabera (BULLIERE, 1972). Le moment de la mise en place de l'hypoderme cicatriciel a lieu au 4^e jour chez Leucophaea maderae et vers le 20^e jour chez Blabera (BULLIERE, 1967). Cette mise en place s'effectue sans multiplication cellulaire chez Blabera, Leucophaea et Helleria bien que BORDAGE (1905) ait observé une certaine activité mitotique chez les Orthoptères. La segmentation du régénérat semble donner également lieu à des résultats différents : elle est basipète chez Leucophaea maderae, Blabera (O'FARREL et STOCK, 1958) et Helleria (HOARAU, 1973) mais chez d'autres espèces (Periplaneta americana) elle s'effectue toujours en direction basifuge (PENZLIN, 1963).

Le nombre d'articles régénérés après section des cerques chez Leucophaea maderae est fonction du nombre de mues post-opératoires. De plus les parties manquantes ne sont pas restaurées intégralement après deux mues dans le cas d'une section basale, si bien que le régénérat obtenu est nettement plus petit que le cerque normal. Ceci rejoint les résultats obtenus par divers auteurs (URVOY, 1963 ; BORDAGE, 1905 ; VOY, 1952) en ce qui concerne la régénération des tarsi et des antennes.

Le rôle du système nerveux dans la régénération chez les Insectes est loin de faire l'unanimité parmi les chercheurs dont certains admettent l'intervention de facteurs humoraux (BODENSTEIN, 1955 ; PFLUGFELDER, 1939 ; PENZLIN, 1965 ; BULLIERE, 1970) ou insistent sur le rôle prépondérant de l'hypoderme (BART, 1966). NUESCH, (1968) pense qu'il existe une première phase pendant laquelle le système nerveux n'intervient pas mais par la suite ce dernier devient indispensable. Dans notre expérience, après une première mue, le nombre d'articles régénérés est significativement différent entre une régénération simple du cerque et la régénération du même organe énervé alors que cette différence n'est plus significative après une deuxième mue consécutive à une régénération nerveuse. Le rôle stimulant du système nerveux est donc nettement établi, son mode d'action restant à définir : rôle inducteur ou 'trophique' ?

CONCLUSIONS GENERALES

Mes recherches sur la Biologie du développement chez Pamphagus elephas et Leucophaea maderae m'ont permis d'aborder différents points dont l'étude et l'analyse se trouvent consignés dans le présent mémoire.

L'étude du cycle biologique et de la croissance morphologique de Pamphagus elephas m'a amené à décrire 7 stades larvaires chez le mâle et la femelle. L'identification des différents stades est essentiellement basée sur deux paramètres : la longueur du fémur postérieur et la largeur de la tête mesurée au niveau des joues. Le nombre de stades relativement élevé s'explique par la grande taille de l'imago de Pamphagus elephas. Chez une autre espèce d'Acridien Locusta migratoria le nombre de stades larvaires est égal à 5, en phase grégaire. Le nombre de stades n'est pas la seule différence entre les cycles biologiques des 2 espèces d'Acridiens : si Pamphagus elephas peut présenter en laboratoire 2 générations par an, Locusta migratoria en présente 5 par an et pour un élevage continu.

Le développement embryonnaire de Leucophaea maderae a une durée sensiblement égale à 2 mois. Il est conforme dans ses grandes lignes à celui d'autres espèces de Blattes telles que Blaber craniifer (BULLIERE, 1969) et Periplaneta americana (LENOIR-ROUSSEAU et LENDER, 1970). La période embryonnaire de Leucophaea maderae comprend 2 grandes étapes de durée approximativement égales, séparées par la mue embryonnaire (stade 22). Durant la première période (Stades 1 à 22), l'embryon acquiert les principaux caractères morphologiques externes lesquels ne subissent que peu de changements au cours de la deuxième étape (stades 23 à 30) qui conduit à l'éclosion. L'espèce ne présente pas de blastocinèse. Le nombre d'embryons par oothèque est de 25 en moyenne. La période larvaire dure 4 à 5 mois et comprend 7 stades chez le mâle et 8 chez la femelle.

L'étude de la morphogénèse des organes de Leucophaea maderae a permis de préciser un certain nombre de points relatifs à l'appareil trachéen, aux oenocytes, au système nerveux et aux gonades. Les trachées sont ébauchées à partir du stade 15 avec l'apparition des stigmates. Au stade 24 l'appareil trachéen est déjà fonctionnel.

nel. Chez les jeunes embryons la respiration se fait par diffusion à travers la membrane cuticulaire. La respiration subit un ralentissement brutal au cours de la période pendant laquelle a lieu la mue embryonnaire. Ce phénomène est comparable à celui qui se produit au moment des mues et de la métamorphose chez les Insectes (NEEDHAM, 1929 ; WIGGLESWORTH, 1934 ; FOURCHE, 1969).

L'origine des oenocytes chez Leucophaea maderae est ectodermique ; mes observations sont en accord avec celles de HAGAN (1951) chez Diploptera dytiscoïdes.

La première manifestation du système nerveux a lieu dès le stade 11 et sa mise en place au stade 18. Je n'ai pas pu mettre en évidence de phénomènes neurosécrétoires en rapport avec la mue embryonnaire chez Leucophaea maderae. Ceci rejoint les observations faites par ECHARD (1962) chez Gryllus domesticus et MUELLER (1963) chez Melanoplus differentialis bien que JONES (1956) ait abouti à des résultats différents chez l'embryon de Locusta.

La différenciation des gonades s'effectue chez Leucophaea maderae assez tardivement au cours de la vie embryonnaire. Mes résultats sont comparables à ceux de BULLIERE (1969) chez Blabera craniifer et HAGAN (1951) chez Diploptera dytiscoïdes. Chez d'autres espèces d'Insectes (ABOIM, 1945 ; NAISSE, 1965) cette différenciation a lieu seulement au cours de la vie larvaire.

L'étude du développement postembryonnaire des appareils génitaux mâle et femelle de Pamphagus elephas montre que les tubes séminifères sont présents dès le premier stade larvaire. A l'intérieur de ces follicules testiculaires il existe des noyaux pycnotiques qui sont surtout nombreux chez les animaux des derniers stades de développement postembryonnaire. Ces dégénérescences cellulaires qui intéressent spécifiquement la gonade mâle ne sont connues que chez Pamphagus elephas et Gryllus domesticus (ECHARD, 1968) parmi les Orthoptères. La spermatogenèse commence au troisième stade larvaire mais la spermiogenèse n'a lieu qu'au sixième stade. Les glandes accessoires sont morphologiquement formées au cinquième stade larvaire. Si le canal éjaculateur est bien constitué au premier stade larvaire chez Pamphagus elephas, il ne s'ébauche que vers la fin du retournement de l'embryon (ELSE, 1934) chez Melanoplus differentialis et le second stade larvaire (BOUTHIER, 1964) chez Gryllus posticus. Chez Pamphagus elephas femelle l'ovogenèse commence au second stade larvaire et les ovarioles sont formés au troisième stade. La période de formation des ovarioles semble être spécifique : si chez Melanoplus differentialis (NELSEN, 1934) les ovarioles se mettent en place au deuxième stade larvaire, ceux-ci ne sont formés qu'au cinquième stade chez Gryllus domesticus (ECHARD, 1962).

L'étude électrophorétique de l'hémolymphe de Pamphagus elephas montre que le nombre de fractions protéiques varie avec le stade de développement et avec le sexe à l'intérieur d'un même stade. L'existence d'un dimorphisme sexuel au niveau des protéines circulantes de l'hémolymphe chez Pamphagus elephas est en accord avec les résultats obtenus par MARTY et ZALTA (1966) chez Gryllus campestris et EASSA et COLL (1972) chez Locusta migratoria. Récemment les travaux de BENTZ et COLL. (1972) ont abouti à des résultats différents chez Locusta migratoria.

J'ai entrepris l'étude anatomique et histologique des appareils génitaux mâle et femelle de l'imago de Pamphagus elephas. Le nombre de follicules testiculaires est extrêmement élevé (1500 follicules par testicule) ; ce nombre est de l'ordre de 160 chez Schistocerca gregaria (AKHTAR et ASHRAFI, 1966). A l'intérieur des follicules existent de nombreuses dégénérescences cellulaires ; celles ci pourraient être en rapport avec le cycle annuel de Pamphagus elephas.

Le canal déférent intratesticulaire renferme une sécrétion dense APS positive. Celle ci est absente dans le segment extratesticulaire. Le segment intratesticulaire possède donc une fonction sécrétrice. Les glandes annexes ont été classées en 9 types glandulaires ; leur distinction est basée essentiellement sur l'histologie de l'épithélium et la morphologie de la sécrétion. Le canal éjaculateur possède un tissu compact d'aspect cartilagineux ; ce dernier a été décrit par BASSOT et MARTOJA (1965) chez Locusta migratoria.

L'appareil génital femelle de Pamphagus elephas est dépourvu de glande à mucus. L'ovaire possède un nombre élevé d'ovarioles (270 ovarioles par ovaire environ) de type panoïstique, alors que chez Schistocerca gregaria ce nombre ne dépasse guère 55 (AKHTAR et ASHRAFI, 1966). Le calice ovarien ainsi que l'oviducte latéral contiennent des sécrétions APS positives. La spermathèque bien que tapissée d'une épaisse cuticule possède une fonction glandulaire. Son produit de sécrétion est excrété par l'intermédiaire de canalicules très fins qui traversent l'intima.

Chez Leucophaea maderae j'ai décrit 2 cas de schistomélies de cerques : une somatomélie et une hémimérie. De rares échantillons possédant ce type de malformations ont été signalés chez les Insectes et particulièrement les Orthoptéroïdes (BALAZUC, 1955). On sait que les formations surnuméraires d'appendices ou schistomélies peuvent être obtenues en réalisant des greffes inversées (FURUKAWA, 1940 ; BODENSTEIN, 1941 ; BALAZUC, 1948 ; BULLIERE, 1970). Ces auteurs ont étudié la formation de régénérats de pattes, c'est à dire, d'appendices à structure hétérogène.

Dans une telle situation le facteur responsable de l'induction du régénérat est difficile à mettre en évidence car des facteurs inhérents à la structure même de l'appendice peuvent intervenir (par exemple les résultats obtenus sont souvent fonction du niveau de section). Pour éliminer ce facteur, je me suis adressé à des appendices simples, à structure homogène, les cerques. Une étude préalable de l'histogenèse du régénérat de cerque montre que l'hypoderme cicatriciel se met en place sans multiplication cellulaire chez Leucophaea maderae bien que BORDAGE (1905 et 1915) ait décrit une activité mitotique chez les Orthoptères. De plus la segmentation du régénérat est basipète chez Leucophaea ; ceci rejoint les résultats de O'FARREL et STOCK (1958) chez Blabera, mais s'opposent à ceux obtenus par PENZLIN (1963) chez Periplaneta americana.

Si la qualité du régénérat semble être déterminée par le greffon (BOHN, 1965 ; BULLIERE, 1970) la nature du facteur qui induit la formation du régénérat est moins nette. Ceci m'a conduit à étudier le rôle du système nerveux dans la formation de régénérats de cerques chez Leucophaea maderae. On sait que le système nerveux joue un rôle primordial dans la régénération chez les Annélides (DURCHON, 1967) et les Amphibiens (WOLFF, 1965), mais en ce qui concerne les Insectes les résultats divergent. Mes expériences d'ablations de cerques accompagnées ou non de la section des nerfs splanchno-génitaux ont abouti à des résultats dont l'étude mathématique comparative a mis en évidence une action stimulante du système nerveux.

Liste des publications de M. AIOUAZ

1970. Anatomie et histologie des appareils génitaux mâle et femelle chez l'imago de *Pamphagus elephas* L. (Insecte, Orthoptère).
Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord, 61, 59-83.
1973. Hémihypertrophie abdominale avec cerque chez *Leucophaea maderae* Fabr. (Insecte, Dictyoptère).
Bull. Soc. zool. Fr., 98, 543-546.
1973. Cycle biologique et croissance morphométrique de *Pamphagus elephas* (L.).
Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord, 64, 39-50.
1974. Etude morphologique de la régénération simple des cerques et après section des nerfs splanchno-génitaux chez *Leucophaea maderae* Fabr. (Insecte, Dictyoptère).
C. R. Acad. Sci., D, 278, 1887-1890.
1974. Chronologie du développement embryonnaire de *Leucophaea maderae* Fabr. (Insecte, Dictyoptère).
Arch. Zool. exp. gén., 115, (3) 343-358.
1975. Développement postembryonnaire des appareils génitaux mâle et femelle de *Pamphagus elephas* L. (Orthoptera, Acrididae).
Int. J. Insect Morphol. Embryol., 4 (1) 23-34.

BIBLIOGRAPHIE

- ABOIM A.N. 1945. Développement embryonnaire et postembryonnaire des gonades normales et agamétiques de *Drosophila melanogaster*.
Rev. suisse Zool., 52, 60-91.
- AKHTAR S. et ASHRAFI S.H. 1966. Morphometrical and histological study of the reproductive system of desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.), Orthoptera, Acrididae.
Pakist. J. sci. industr. Res., 9, 140-145.
- ALBRECHT F.G. 1967. Polymorphisme phasaire et biologie des Acridiens migrants.
Masson et Cie, Paris.
- ARVY L. et GABE M. 1954. Modifications de la neurosécrétion protocérébrale et des glandes endocrines céphaliques de *Leptinotarsa decemlineata* Say au cours de la métamorphose.
C. R. Cong. Soc. sav., 189-196.
- BALAZUC J. 1948. La tératologie des Coléoptères et expériences de transplantation sur *Tenebrio molitor* L.
Mém. Mus. Hist. nat., 25, 1-293.
- BALAZUC J. 1949. Sur une mutation homéotique de *Drosophila melanogaster* et sa signification.
Rev. franç. Entomol., 16, 77-81.
- BALAZUC J. 1955. La tératologie des Orthoptères. A propos de quelques nouveaux faits observationnels et expérimentaux.
Boll. Lab. Ent. agr. Filippo Silvestri, 14, 48-64.
- BALAZUC J. 1967. Production expérimentale d'anomalies de segmentation chez *Mantis religiosa* L. (Dictyoptera, Mantodea).
L'Entomologiste, 23, 45-53.
- BALAZUC J. 1968. Supplément à la tératologie des Coléoptères.
Redia, 51, 39-111.
- BALBIANI E.G. 1882. Sur la signification des cellules polaires des Insectes.
C. R. Acad. Sci., 95, 927-929.
- BART A. 1966. Rôle de l'hypoderme dans le déclenchement de la morphogenèse régénératrice chez *Carausius morosus* Br.
C. R. Acad. Sci., D, 262, 1452-1454.
- BASSOT J.M. et MARTOJA R. 1965. Existence d'un tissu conjonctif de type cartilagineux chez certains Insectes Orthoptères.
C. R. Acad. Sci., D, 261, 2954-2957.
- BASSOT J.M. et MARTOJA R. 1966. Données histologiques et ultrastructurales sur les microtubules cytoplasmiques du canal éjaculateur des Insectes Orthoptères.
Z. Zellforsch. mikr. Anat., 74, 145-181.

- BATESON W. 1894. Supernumerary appendages in secondary symmetry. Materials for the Study of Variation, London, 474-506.
- BENTZ F., GIRARDIE A. et CAZAL M. 1970. Etude électrophorétique des variations de la protéinémie chez *Locusta migratoria* pendant la maturation sexuelle. J. Insect Physiol., 16, 2257-2270.
- BENTZ F., JOLY L., BREHELIN M. et HOFFMANN J.A. 1972. Influence des corpora allata sur la protéinémie de larves de stade V et d'imagos femelles de *Locusta migratoria* L. (Insecte Orthoptère). C. R. Acad. Sci., D, 274, 1059-1062.
- BODENSTEIN D. 1941. Investigations on the problem of metamorphosis. 8. Studies on leg determination in Insects. J. exper. Zool., 87, 31-53.
- BODENSTEIN D. 1955. Contribution to the problem of regeneration in Insects. J. exper. Zool., 129, 209-224.
- BOHN H. 1965. Analyse der Regenerationsfähigkeit der Insektenextremität durch Amputations- und Transplantationsversuch an Larven der afrikanischen Schabe *Leucophaea maderae* Fabr. (Blattaria). I. Regenerationspotenzen. Arch. Entwickl. Mech. Org., 156, 49-74.
- BORDAGE E. 1905. Recherches anatomiques et biologiques sur l'autotomie et la régénération chez divers Arthropodes. Chapitre III. Régénération des appendices après résections expérimentales. Bull. Biol. Fr. Belg., 39, 307-454.
- BORDAGE E. 1915. Phénomènes histologiques de la régénération des appendices autotomisés chez les Orthoptères pentamères. Bull. Biol. Fr. Belg., 49, 199-235.
- BOUTHIER A. 1964. Développement postembryonnaire du tractus génital et des genitalia mâles chez *Gryllus posticus* Walk. (Orthoptère, Gryllidae). Arch. Zool. exp. gén., 103, 30-56.
- BRIEN P. 1965. Considérations à propos de la reproduction sexuée des Invertébrés. Ann. Biol., 4, 329-365.
- BULLIERE D. 1967. Etude de la régénération chez un Insecte Blattoptéroïde, *Blabera craniifer* Burm. (Dictyoptère). I. Influence du niveau de la section sur la régénération d'une patte métathoracique. Bull. Soc. zool. Fr., 92, 523-536.
- BULLIERE D. 1970. Régénération et facteurs endocriniens chez les Insectes. C. R. Acad. Sci., D, 271, 353-356.
- BULLIERE D. 1972. Etude de la régénération d'appendice chez un Insecte: stade de la formation des régénérats et rapports avec le cycle de mue. Ann. Embryol. Morph., 5, 61-71.
- BULLIERE F. 1969. Etablissement des stades de développement embryonnaire d'un Insecte Dictyoptère: *Blabera craniifer* Burm. Ann. Embryol. Morph., 2, 121-138.
- CANTACUZENE A.M. 1967. Histologie des glandes annexes mâles de *Schistocerca gregaria* F. (Orthoptères). Effet de l'allatectomie sur leur structure et leur activité. C. R. Acad. Sci., D, 264, 93-96.

- CANTACUZENE A.M. 1967. Recherches morphologiques et physiologiques sur les glandes annexes mâles des Orthoptères. I. Histophysiologie de l'appareil glandulaire des Acridiens *Schistocerca gregaria* et *Locusta migratoria*. Bull. Soc. zool. Fr., 92, 725-738.
- CANTACUZENE A.M. 1968. Recherches morphologiques et physiologiques sur les glandes annexes mâles des Orthoptères. III. Modes d'associations des spermatozoides d'Orthoptères. Z. Zellforsch. mikr. Anat., 90, 113-126.
- CANTACUZENE A.M. 1969. Recherches morphologiques et physiologiques sur les glandes annexes mâles des Orthoptères. II. Les glandes annexes mâles des Acridiens après ablation des corps allates et au cours de la diapause imaginale. Bull. Soc. zool. Fr., 93, 545-557.
- CAVALLIN M. 1968. Recherches descriptives et expérimentales sur le développement de l'appareil génital chez les embryons des Phasmes *Carausius morosus* Br. et *Clitumnus extradentatus* Br. Thèse de 3^e Cycle, Bordeaux.
- CAVALLIN M. 1969. Etude descriptive du développement et de la différenciation sexuelle de l'appareil génital chez les embryons des Phasmes *Clitumnus extradentatus* Br. et *Carausius morosus* Br. C. R. Acad. Sci., D, 268, 2189-2192.
- CAVALLIN M. 1970. Développement embryonnaire de l'appareil génital chez le Phasme *Carausius morosus* Br. Bull. Biol. Fr. Belg., 104, 344-366.
- CAVALLIN M. 1973. Développement et différenciation sexuelle de l'appareil génital chez les embryons du Phasme *Clitumnus extradentatus* Br. Bull. Biol. Fr. Belg., 107, 231-264.
- CHAUMEL C. 1960. Etude du développement postembryonnaire de l'appareil génital mâle de *Locusta migratoria*. D.E.S., Paris.
- CHOPARD L. 1943. Faune de l'Empire français. I. Orthoptéroïdes de l'Afrique du Nord. Larose, Paris.
- COUNCE S.J. 1961. The analysis of Insect embryogenesis. Annu. Rev. Entomol., 6, 295-312.
- COUNCE S.J. et WADDINGTON C.H. 1972. Development system : Insects. Academic Press, London et New York.
- DAVIS B.J. 1962. Disc Electrophoresis. Part II. Materials and Methods. Distillation Products Industries, Rochester.
- DAWIDOFF N. 1928. Traité d'embryologie comparée des Invertébrés. Masson, Paris.
- DESCAMPS M. et MOUNASSIF M. 1972. Le complexe Orchamus, Paracinipe, Acinipe et Pamphagus. Acrida, 1, 247-303.
- DURCHON M. 1967. Rôle du système nerveux dans la régénération chez les Annélides. Bull. Soc. zool. Fr., 92, 319-331.

- EASSA Y.E.E., HILMY A.M. et NEIMA E.D. 1972. Electrophoretic pattern of haemolymph proteins of *Locusta migratoria migratoroides* (Reiche and Fairm.), (Orthoptera, Acridiidae).
Bull. Soc. entomol. Egypte, 55, 1-17.
- ECHARD G. 1968. Développement embryonnaire des gonades chez *Gryllus domesticus* (Orth. Gryllidae).
Ann. Soc. entomol. Fr., 4, 679-702.
- ECHARD G. 1962. Développement postembryonnaire de l'ovaire et du testicule chez *Gryllus domesticus* (L.), Orthoptère Gryllide.
Bull. Soc. zool. Fr., 87, 52-70.
- ELSE F.L. 1934. The developmental anatomy of male genitalia in *Melanoplus differentialis* (Locustidae, (Acrididae), Orthoptera).
J. Morphol., 55, 577-609.
- ENGELMANN F. 1957. Bau und Funktion des weiblichen Geschlechtsapparates bei der ovoviviparen Schabe *Leucophaea maderae* (Fabr.) (Orthoptera) und einige Beobachtungen über die Entwicklung.
Biol. Zbl., 76, 722-740.
- ENGELMANN F. 1963. Die Innervation der Genital- und Postgenitalsegmente bei Weibchen der Schabe *Leucophaea maderae*.
Zool. Jb. Anat., 81, 1-16.
- FOURNIER B. 1967. Echelle résumée des stades du développement du Phasme *Carausius morosus* Br.
Bull. Soc. linn. Bordeaux, 104, 1-30.
- FOURCHE J. 1969. Les relations entre la consommation d'oxygène et la morphogenèse au cours du développement de deux Insectes holométaboles: *Drosophila melanogaster* (Diptère) et *Bombyx mori* (Lépidoptère).
Ann. Biol., 8, 334-350.
- FURUKAWA H. 1940. Transplantation experiments on appendages of *Anisolabis maritima* (Dermaptera).
Jap. J. Zool., 4, 479-535.
- FURUKAWA H. 1940. Transplantation experiments on appendage of *Anisolabis maritima* (Dermaptera). IV. Fate of grafted leg segments and abdominal end.
Jap. J. Zool., 9, 109-125.
- GABE M. 1968. Techniques histologiques.
Masson, Paris.
- GADEAU DE KERVILLE H. 1923. Descriptions et figurations d'anomalies coléoptérologiques.
Bull. Soc. entomol. Fr., , 229-233.
- GUPTA B.L. et SMITH D.S. 1969. Fine structural organisation of the spermatheca in the cockroach, *Periplaneta americana*.
Tissue and Cell, 1, 295-324.
- HAGAN H.R. 1951. Embryology of the viviparous Insects. Chap. 12. Pseudo-placental viviparity. Blattodes. 291-346.
Ronald Press Comp., New York.
- HAGET A. 1953. Analyse expérimentale des facteurs de la morphogenèse embryonnaire chez le Coléoptère *Leptinotarsa*.
Bull. Biol. Fr. Belg., 87, 123-217.

- HEGNER R.W. 1909. The origin and early history of the germ-cells in some Chrysomelides beetles.
J. Morph., 20,
- HEGNER R.W. 1914. Studies on germ-cells.
J. Morph., 25, 375-509.
- HEYMONS R. 1895. Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren.
G. Fischer, Jena.
- HOARAU F. 1973. Comportement de l'hypoderme et progression de la différenciation au cours de la régénération d'un périopode chez l'Isopode terrestre *Helleria brevicornis* Ebner.
Ann. Embryol. Morph., 6, 125-135.
- ITO H. 1924. Contribution histologique et physiologique à l'étude des annexes des organes génitaux des Orthoptères.
Arch. Micr., 20, 343-460.
- ITO H. 1953. The permeability of the integument to oxygen and carbon dioxide in vivo.
Biol. Bull., 105, 301-315.
- JOLY P. 1968. Endocrinologie des Insectes.
Masson, Paris.
- JONES B.M. 1956. Endocrine activity during embryogenesis. Function of the ventral head glands in locust embryos (*Locustana pardalina* and *Locusta migratoria*, Orthoptera).
J. exp. Biol., 33, 174-185.
- KOPEC S. 1923. The influence of the nervous system on the development and regeneration of muscles and integument in Insects.
J. exp. Zool., 37, 15-25.
- LAMY M. 1969. Travaux sur les protéines de l'hémolymphe des Insectes séparées par les techniques d'électrophorèse.
Revue synoptique. P.V. Soc. Sci. Phys. Nat. Bordeaux, 54-98.
- LAMY M. 1970. Les protéines impliquées dans la vitellogenèse des Lépidoptères.
Ann. Endocrinol., 31, 485-503.
- LANCIEN G. 1959. Etude de la croissance de l'appareil génital femelle au cours du développement postembryonnaire de *Locusta migratoria*.
D.E.S., Paris.
- LAUGA J. 1969. Table chronologique du développement embryonnaire de *Acheta domesticus* L. (Orthoptère, Gryllidae). à 25°C.
Ann. Sci. nat., Zool., 12, 483-504.
- LAUGA J. 1970. Etude par électrophorèse de l'évolution des protéines de l'hémolymphe, au cours des stades terminaux du développement postembryonnaire du Grillon, *Acheta domesticus* L. (Orthopt. Gryllidae).
C. R. Acad. Sci., D, 271, 1023-1026.
- LAUVERJAT S. 1965. Données histologiques et histochimiques sur les voies génitales femelles et sur la sécrétion de l'oothèque chez quelques Acridiens (Orth. Acridoidea).
Ann. Soc. entomol. Fr., 1, 879-935.
- LAVERDURE A.M. 1970. Etude électrophorétique des variations du protéinogramme au cours du développement postembryonnaire de *Tenebrio molitor* (Coléoptère). Etude comparée du cas de *Galleria mellonella* (Lépidoptère).
Ann. Endocrinol., 31, 504-515.

- LENOIR-ROUSSEAUX J.J. et LENDER T. 1970. Table de développement embryonnaire de *Periplaneta americana* L., Insecte, Dictyoptère.
Bull. Soc. zool. Fr., 95, 737-751.
- LOWRY O.H., ROSEBROUGH H.J., FARR A.L. et RANDALL R.J. 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent.
J. Biol. Chem., 193, 265-275.
- MALZACHER P. 1968. Die Embryogenese des Gehirns paurometaboler Insekten. Untersuchungen an *Carausius morosus* und *Periplaneta americana*.
Z. Morphol. Tiere, 62, 103-161.
- MARTOJA R. et MARTOJA M. 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale.
Masson, Paris.
- MARTY R. 1968. Aspect biologique et moléculaire de l'écologie des Orthoptères des Pyrénées.
Vie et Milieu, 19, 363-436.
- MARTY R. et ZALTA J.P. 1966. Analyse électrophorétique en gel d'acrylamide des protéines de *Gryllus campestris* L. (Orthoptère, Gryllides).
C. R. Acad. Sci., D, 263, 180-182.
- METSCHNIKOFF E. 1866. Embryologische Studien an Insekten.
Z. wiss. Zool., 16, 389-493.
- MICCIARELLI-SBRENNA A. 1969. Gli stadi normali di sviluppo de gli embrioni di *Schistocerca gregaria* Forskal (Orthoptera, Acrididae).
Est. Boll. Zool., 36, 77-95.
- MUELLER N. 1963. An experimental analysis of molting in embryos of *Melanoplus differentialis*.
Develop. Biol., 8, 222-240.
- NAISSE J. 1965. Contrôle endocrinien de la différenciation sexuelle chez les Insectes.
Arch. Anat. micr. Morph. exp., 54, 417-428.
- NEEDHAM D.M. 1929. The chemical changes during the metamorphosis of Insects.
Biol. Rev., 44, 397-426.
- NEEDHAM J. 1950. Biochemistry and morphogenesis.
Cambridge University Press.
- NELSEN O.E. 1931. Life cycle, sex differentiation, and testis development in *Melanoplus differentialis* (Acrididae, Orthoptera).
J. Morph. Physiol., 51, 467-525.
- NELSEN O.E. 1934. The development of the ovary in the grasshopper *Melanoplus differentialis*.
J. Morph., 55, 515-543.
- NELSEN O.E. 1934. The segregation of the germ-cells in the grasshopper *Melanoplus differentialis*.
J. Morph., 55, 545-575.
- NUESCH H. 1968. The role of the nervous system in insects morphogenesis and regeneration.
Annu. Rev. entomol., 13, 27-44.
- O'FARREL A.F. et STOCK A. 1958. Some aspects of regeneration in Cockroaches.
Proc. 10th Int. Cong. Entomol., 2, 253-259.
- ORNSTEIN L. 1962. Disc electrophoresis. I. Theory.
Distillation Products Industries, Rochester.

- MANEV A.A. 1961. Bau des Insektengehirnes während der postembryonalen Entwicklung. 4. Das Riechzentrum.
Rev. Entomol. URSS., 40, 259-271.
- PARIHAR D.R. 1972. The embryonic stages of ak grasshopper, *Poekilocerus pictus* (Acrididea, Pyrgomorphidae).
J. animal Morphol. Physiol., 19, 16-22.
- PENZLIN H. 1964. Die Bedeutung des Nervensystems für die Regeneration bei den Insekten.
Arch. Entwickl. Mech. Org., 155, 152-161.
- PENZLIN H. 1965. Die Bedeutung von Hormonen für die Regeneration bei Insekten.
Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere, 71, 584-594.
- PFLUGFELDER O. 1939. Beeinflussung von Regenerationsvorgängen bei *Dixippus morosus* durch Exstirpation und Transplantation der corpora allata.
Z. wiss. Zool., 152, 159-184.
- QUADRI M.A.H. 1940. On the development of the genitalia and their ducts of Orthopteroides Insects.
Trans. r. ent. Soc., 90, 121-175.
- REHN J.A.G. 1945. Man's uninvited fellow-traveller-the Cockroaches.
Sci. Monthly, 61, 265-276.
- RICHARD N., JUNERA H. et CHARNIAUX-COTTON H. 1970. Différenciation des gonades mâles et femelles chez les embryons de Doryphore *Leptinotarsa decemlineata* Say privés de leur ébauche céphalique. Etude de la neurosécrétion au cours des premiers stades larvaires et chez l'embryon.
Bull. Soc. zool. Fr., 95, 387-392.
- ROONWAL M.L. 1937. Studies on the embryology of the african migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* Reiche and Frm. (Orthoptera, Acrididae). II. Organogeny.
Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., 227, 175-244.
- ROTH L.M. 1968. A teratological specimen of *Pycnoscelus surinamensis*.
Ann. entomol. Soc. Amer., 61, 777-779.
- ROTH L.M. et WILLIS E.R. 1955. Water content of cockroaches eggs during embryogenesis in relation to ovoposition behavior.
J. exp. Zool., 128, 489-509.
- ROTH L.M. et WILLIS E.R. 1956. Parthenogenesis in Cockroaches.
Ann. entomol. Soc. Amer., 49, 195-204.
- SALT R.W. 1949. A key to the embryological development of *Melanoplus bivittatus* (Say), *Melanoplus mexicanus* (Sauss.), and *Melanoplus packardii* (Souder).
Canad. J. Res., 27, 233-235.
- SCHARRER B. 1951. The woodroach.
Sci. American, 185, 58-62.
- SCHOLL G. 1969. Die Embryonalentwicklung des Kopfes und Prothorax von *Carausius morosus* Br. (Insekta, Phasmida).
Z. Morphol. Tiere, 65, 1-142.
- SHULOV A. et PENER M.P. 1959. A contribution to the knowledge of the development of the egg of *Locusta migratoria migratoroides* (R. et F.).
Locusta, 6, 73-88.
- SHULOV A. et PENER M.P. 1963. Studies on the development of eggs of the desert locust and its interruption under particular conditions of humidity.
Anti-Locust Bull., 41, 1-57.

- SUSTER P.M. 1933. Fühlerregeneration nach Ganglienexstirpation bei *Sphodromantis bioculata* Burm.
Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere, 53, 41-48.
- SUSTER M. 1933. Beinregeneration nach Ganglienexstirpation bei *Sphodromantis bioculata* Burm.
Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere, 53, 49-66.
- URVOY J. 1963. Etude anatomo-fonctionnelle de la patte et de l'antenne de *Blabera craniifer* Burm.
Ann. Sci. nat., Zool. Biol. anim., 5, 286-413.
- URVOY J. 1967. Etude de l'influence du système nerveux central sur la reconstitution d'appendices après ablation totale ou partielle de ceux-ci chez *Blabera craniifer* Burm.
Bull. Soc. zool. Fr., 92, 409-417.
- VOY A. 1952. Régénération et croissance des pattes atypiques chez le Phasme (*Carausius morosus* Br.).
Bull. Biol. Fr. Belg., 86, 449-470.
- WEISMANN W.M. 1863. Die Entwicklung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an *Chironomus spec.*, *Musca vomitoria* und *Pulex canis*.
Z. wiss. Zool., 13, 107-220.
- WHEELER W.M. 1893. A contribution to Insect Embryology.
J. Morph., 8, 1-160.
- WIGGLESWORTH V.B. 1934. The physiology of the ecdysis in *Rhodnius prolixus*. Factors controlling moulting and metamorphosis.
Quart. J. micr. Sci., 76, 191-222.
- WILLIS E.R., RISER G.R. et ROTH L.M. 1958. Observations on reproduction and development in Cockroaches.
Ann. entomol. Soc. Amer., 51, 53-69.
- WINTREBERT D. 1969. Hibernation des Acridiens du Liban.
Bull. Soc. entomol. Fr., 74, 214-219.
- WOLFF E. 1965. Le rôle du système nerveux dans la régénération des Amphibiens.
Ann. biol., 4, 105-126.

